

Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Editores: F. Fernández & M. J. Sharkey



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA



Sociedad Colombiana
de Entomología
SOCOLEN

Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

F. Fernández & M. J. Sharkey

EDITORES

Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

F. Fernández & M. J. Sharkey

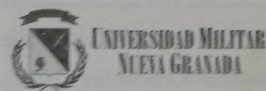
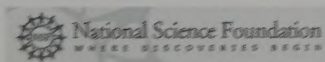
Editores



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA



Sociedad Colombiana
de Entomología
SOCOLEN



Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Editores: F. Fernández & M. J. Sharkey

© Sociedad Colombiana de Entomología y
Universidad Nacional de Colombia.

© Agriculture Canada.

Para detalles y derechos de autor adicionales ver la
sección de créditos, p. xxix.

ISBN: 958-701-708-0

Cítese como: Fernández, F. y M. J. Sharkey (eds.). 2006.

*Introducción a los Hymenoptera de la Región
Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá D. C., xxx + 894 pp.

Parte de esta obra se debe a los Grants DEBs 9972024 y
0205982 de NSF a nombre de Michael J. Sharkey
(Universidad de Kentucky) y Brian Brown (Los Angeles
County Museum of Natural History), y a la colaboración
de BioNET-INTERNATIONAL y AndinoNET.

Parte de esta obra se debe al Instituto Humboldt y
contribuye al Inventario Nacional de la Diversidad de
Colombia que adelanta este Instituto.

Armado, diseño y corrección de textos:

Sandra Natalia Velazquez, Punto Exe, Bogotá D. C.

Impresión y acabados:

Editora Guadalupe Ltda., Bogotá D. C., 2006.

Imagen de la portada:

Mymar taprobanicum Ward (Mymaridae). Longitud del
ejemplar 700 micrómetros (0.7 mm). Imagen digital
producida por Klaus Bolte, Canadian Forest Service,
Natural Resources Canada.

Presentación

Hymenoptera es uno de los grandes órdenes de insectos; si conociéramos todas las especies de diminutos parasitoides (y otras), el número de especies podría rivalizar con el orden más grande de insectos, Coleoptera. Hay miles de especies de himenópteros parasitoides cuyos tamaños van desde grandes icneumónidos, hasta calcidoideos con tamaños de 0.25 mm de longitud que atacan huevos (¡un macho recientemente descrito mide 0.16 mm!), y que están entre los insectos más pequeños. El orden incluye tentredínidos cuyas larvas parecidas a orugas se alimentan de hojas, avispas que son depredadoras de otros insectos y de arañas, y abejas que visitan y polinizan flores. De modo que tenemos dentro del orden insectos plaga, así como benefactores de la humanidad. Por otra parte, el grupo incluye formas sociales fascinantes e informativas; en la Región Neotropical los Hymenoptera sociales comunes, conspicuos, incluyen las avispas polibinas que hacen grandes nidos principalmente de papel, las hormigas de las que se dice exceden en biomasa a los demás animales del bosque en conjunto, y las abejas sin aguijón que son plagas, polinizadoras, productoras de miel, y hasta consumidoras de carroña (necrófagas).

En vista de su abundancia e importancia, es tiempo de facilitar el reconocimiento de las 76 familias (incluidas subfamilias y tribus) que se encuentran en la Región Neotropical, una de las

áreas más diversas en el mundo. *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical* contribuye a ese propósito. Los editores, Fernando Fernández y Michael J. Sharkey, han realizado un admirable trabajo al reunir especialistas de muchos grupos y producir una obra en español que desde ya promete ser un referente indispensable en materia de investigación sobre himenópteros neotropicales, y un incentivo para estudiantes y otros que entren a este campo.

La Región Neotropical se extiende desde las márgenes del valle de México y Cuba (quizás sur de Florida) hasta el Cabo del Cuerno. El espectro en clima y otros factores ambientales es más grande que en cualquiera de las otras seis regiones biogeográficas en las cuales A. R. Wallace dividió la Tierra. En realidad, la biota de la Región Araucana (Chile, occidente y sur de Argentina) es tan diferente del verdadero Neotrópico, que yo quisiera considerarla como una región biogeográfica separada. Sin embargo, *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical* cubre ambas regiones, Neotropical y Araucana. Por esto no sorprende que la fauna de himenópteros comprendida en este libro sea enorme. Además, presenta capítulos introductorios y secciones en la mayoría de familias que presentan la biología, historia evolutiva, biogeografía, etc., frecuentemente con un punto de vista mundial que proyecta la utilidad del libro más allá del Neotrópico.

Charles D. Michener
Lawrence, Kansas, EEUU

Cobertura geográfica de este libro

No hay acuerdo entre entomólogos y biólogos de otras áreas con respecto a la delimitación de las regiones biogeográficas del mundo. Algunos autores favorecen ciertas delimitaciones dependiendo del criterio aplicado (geológico, climático, faunístico). De hecho, la experiencia particular con cada grupo taxonómico generó variantes en la definición de la cobertura geográfica del libro. Para algunos colegas la Región Neotropical debería incluir, por ejemplo, Florida (EEUU) y, en el extremo opuesto, otros

restringen el Neotrópico a la porción terrestre que va del sur de México hasta Brasil (excluyendo sur de Brasil a Chile y Argentina).

Para efectos prácticos se ha escogido como Región Neotropical aquella que incluye México, el Caribe, Mesoamérica y Sudamérica (con Chile y Argentina incluidas); en otras palabras América excepto Canadá y EEUU. Igualmente, otro criterio de cobertura es el de idioma, pues se busca ofrecer un manual principalmente para usuarios latinoamericanos y, en menor medida, del Brasil.

Prefacio

Desde cualquier perspectiva, las avispas, abejas y hormigas (Orden Hymenoptera) son un grupo de insectos interesante para el hombre, pues llevan alrededor de 250 millones de años de existencia en el planeta, y debido a su gran importancia biológica y económica, bien sea como polinizadores, agentes de control biológico o incluso plagas. Se han descrito entre 115.000 y 199.000 especies de himenópteros y algunas estimaciones apuntan a un número mucho más grande. La evolución y formas de vida de este grupo es tan fascinante y apabullante como su diversidad; por todo esto creemos conveniente ofrecer un libro como este a biólogos y demás interesados en estos insectos.

A pesar de la obvia importancia de este grupo, sorprende la poca o nula existencia de textos en español para su identificación. En 1993 H. Goulet y J. Huber editaron un notable texto-guía para las familias de himenópteros del mundo y dos años más tarde P. Hanson e I. Gauld editaron un libro sobre los himenópteros de Costa Rica. Ambos son grandes contribuciones, aunque ya en cierta forma desactualizadas y en inglés, lo que las hace menos accesibles a muchos biólogos hispanoparlantes. Este año puede considerarse en cierta forma afortunado para los interesados en estos insectos en Latinoamérica, pues se producen dos libros: uno de ellos es la versión en español del libro de Hanson y Gauld, ampliado y fortalecido, especialmente en biología; el segundo libro es éste que ofrecemos, que se basa principalmente en el texto de Goulet y Huber (1993) pero con énfasis en la parte sinóptica y de claves.

Los primeros capítulos abordan aspectos generales (introducción, sistemática, filogenia,

morfología, biología, venenos, aspectos económicos y biogeografía Neotropical). El Capítulo 10 ofrece claves para las superfamilias de himenópteros, y desde el Capítulo 11 hasta el 98 se tratan todas las superfamilias y familias conocidas para la Región Neotropical. En cada familia se ofrece información básica de diagnosis, filogenia, biología, distribución y claves para subfamilias y/o tribus y/o géneros. En familias como Ichneumonidae o Pteromalidae no se ofrecen claves para géneros pues no existe información suficiente; en otras como en Crabronidae, Apidae, Formicidae o Braconidae las claves son supraespecíficas puesto que se han publicado recientemente claves hasta género. Sin embargo, hay familias como Tenthredinidae, Mutillidae o Figitidae donde se publican por primera vez claves para géneros neotropicales. Debido al desigual conocimiento en la sistemática y biología de estos insectos, no es posible ofrecer tratamientos homogéneos para todas y cada una de las familias. Por ello el lector encontrará en algunos grupos información más detallada que en otros. A pesar de esto, creemos que el libro es una introducción apropiada a un orden grande, rico y amplio en atributos biológicos para los ecosistemas terrestres y para la sociedad humana. El último capítulo (99) ofrece una lista de las superfamilias, familias, subfamilias, tribus, géneros y subgéneros de himenópteros vivientes para la Región Neotropical. Debido a la gran cantidad de taxones descritos, esta lista es necesariamente imperfecta, y como sucede en otros casos, sufre continuos cambios en la existencia y delimitación de nombres en ciertos grupos. Aún así, asumidas estas objeciones, creemos que es un buen punto de partida.

Agradecimientos

La creación de este libro se debe a muchas instituciones y personas a quienes deseamos agradecer por sus aportes y ayuda:

Al Departamento de Agricultura de Canadá (Ottawa) por su autorización para el uso de los textos y figuras del libro *Hymenoptera of the World: An identification guide to families*, editado por H. Goulet y J. T. Huber en 1993.

A los autores, por las adaptaciones a capítulos del libro, y por las contribuciones originales: Alexander Aguiar, Servio T. P. Amarante, Diana C. Arias-Penna, Tania M. Arias-Penna, Denis J. Brothers, Matt Buffington, Diego F. Campos, Fernando Cantor, Dave Carmean, Jim Carpenter, José Ricardo Cure, Chris Darling, Andrew Deans, Gerard Delvare, Félix Fontal-Cazalla, Albert Finnamore, Mike Gates, Ian Gauld, Gary Gibson, Víctor Hugo Gonzalez, Paul Hanson, John Heraty, Steven Heydon, John Huber, Lynn Kimsey, John La Salle, Zhiweu Liu, Aristóbulo López, Lubomir Masner, William Mason (fallecido), Juan José Morrone, Guiomar Nates-Parra, José Luis Nieves-Aldrey, John Noyes, Massimo Olmi, Edgard E. Palacio, Daniel Pineda, John Pinto, Jean-Yves Rasplus, Fredrik Ronquist, Carlos E. Sarmiento, Michael Schauff, Richard Scott Shaw, Dave Smith, Laurent Soldati, Mamoru Terayama, Juan Manuel Vargas, Eduardo Virla y Dave Wahl. Del mismo modo, al Dr. Charles Michener por la presentación del libro.

A *National Science Foundation* por los Grants DEBs 9972024 y 0205982 a nombre de Michael J. Sharkey (Universidad de Kentucky) y Brian Brown (Los Angeles County Museum of Natural History), por ayuda financiera y/o logística que de una forma u otra contribuyeron a la creación de este libro.

De la Universidad Nacional de Colombia a las siguientes personas y secciones: Gloria Galeano y el Instituto de Ciencias Naturales, Jorge Brieva y la Facultad de Ciencias, Natalia Ruiz y la DIB y

Vicerrectoría de Investigación y Carlos Sarmiento del Instituto de Ciencias Naturales por tiempo, apoyo logístico y financiero para la preparación e impresión del libro.

Kendall/Hunt Publishing Company amablemente autorizaron la reproducción de las figuras de Evans del Capítulo 5.

A Antonio Melic y la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) de España por autorizar el uso de los capítulos de Nieves-Aldrey & Fontal-Cazalla (1999) y Fernández (2000) de sus monografías SEA para los capítulos 2 y 3 del libro.

A Fernando Gast (Director General), Mauricio Álvarez (Coordinador del Programa de Inventarios de la Diversidad) y demás investigadores y funcionarios del Instituto Humboldt por ayuda logística y financiera.

A José Ricardo Cure, Fernando Cantor y la Facultad de Ciencias de la Universidad Militar Nueva Granada por apoyo financiero para la impresión del libro. Por la misma razón, a AndinoNET.

A Juan Manuel Vargas por su importante auxilio editorial en la traducción de algunos capítulos y la revisión de otros tantos, así como a Diana y Tania Arias. A Giselle Zambrano, Edgard Palacio, Claudia Martínez, James Pitts y otros colegas por la revisión de textos y comentarios. Al biólogo Esteban Rodríguez por su revisión crítica de los textos y la realización de varias figuras para los capítulos 24, 33, 36, 41, 43, 50, 53, 54, 56, 75, 81, 82 y 91. Sandra Natalia Velásquez y Germán Fernández realizaron una excelente y paciente labor con el armado de textos y revisión de estilo.

A Klaus Bolte y al Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, por la imagen de la portada.

Por último, y no menos importante, a la Sociedad Colombiana de Entomología por su interés en hacer de este volumen el primero de su proyectada serie Entomología Colombiana.

Los Editores

Contenido

Presentación	vii	Capítulo 5 Biología y diversidad de Hymenoptera <i>M. J. Sharkey y F. Fernández</i>	93
Cobertura geográfica de este libro	viii	Capítulo 6 Métodos generales de recolección <i>C. E. Sarmiento</i>	115
Prefacio	ix	Capítulo 7 Biogeografía neotropical <i>J. J. Morrone</i>	133
Agradecimientos	xi	Capítulo 8 Hymenoptera «Parasítica» como agentes de control biológico en Colombia <i>F. Cantor, J. R. Cure y A. López-Ávila</i>	143
Contenido	xii	Capítulo 9 Tratamiento médico del veneno de himenópteros <i>D. Pineda</i>	173
Los autores	xvi	Capítulo 10 Clave para las superfamilias neotropicales de Hymenoptera <i>W. R. M. Mason y F. Fernández</i>	177
Lista de figuras	xxi	Capítulo 11 Introducción a los himenópteros basales («Symphyta») <i>D. R. Smith</i>	203
Lista de tablas y cuadros	xxviii	Capítulo 12 Superfamilia Xyeloidea y familia Xyelidae <i>D. R. Smith</i>	209
Créditos	xxix	Capítulo 13 Superfamilia Tenthredinoidea <i>D. R. Smith</i>	211
Capítulo 1 El orden Hymenoptera <i>W. R. M. Mason, J. T. Huber y F. Fernández</i>	1	Capítulo 14 Familia Argidae <i>D. R. Smith</i>	213
Capítulo 2 Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas <i>F. Fernández</i>	7		
Capítulo 3 Filogenia y evolución en Hymenoptera <i>J. L. Nieves-Aldrey, F. M. Fontal-Cazalla y F. Fernández</i>	37		
Capítulo 4 Estructura y glosario <i>J. T. Huber, M. J. Sharkey y F. Fernández</i>	57		

Capítulo 15 Familia Cimbicidae <i>D. R. Smith</i> 227	Capítulo 28 Familia Ichneumonidae <i>E. E. Palacio y D. B. Wahl</i> 293
Capítulo 16 Familia Diprionidae <i>D. R. Smith</i> 231	Capítulo 29 Familia Braconidae <i>D. F. Campos y M. J. Sharkey</i> 331
Capítulo 17 Familia Pergidae <i>D. R. Smith</i> 233	Capítulo 30 Superfamilia Chrysidoidea <i>D. J. Brothers</i> 385
Capítulo 18 Familia Tenthredinidae <i>D. R. Smith</i> 243	Capítulo 31 Familia Plumariidae <i>D. J. Brothers</i> 389
Capítulo 19 Superfamilia Pamphilioidea y familia Pamphiliidae <i>D. R. Smith</i> 253	Capítulo 32 Familia Scolebythidae <i>D. J. Brothers</i> 391
Capítulo 20 Superfamilia Cephoidea y familia Cephidae <i>D. R. Smith</i> 255	Capítulo 33 Familia Sclerogibbidae <i>M. Olmi</i> 393
Capítulo 21 Superfamilia Siricoidea y familia Siricidae <i>D. R. Smith</i> 257	Capítulo 34 Familia Embolemidae <i>M. Olmi</i> 397
Capítulo 22 Superfamilia Xiphydrioidea y familia Xiphydriidae <i>D. R. Smith</i> 261	Capítulo 35 Familia Dryinidae <i>M. Olmi y E. Virla</i> 401
Capítulo 23 Superfamilia Orussoidea y familia Orussidae <i>D. R. Smith</i> 263	Capítulo 36 Familia Chrysidae <i>L. S. Kimsey</i> 419
Capítulo 24 Superfamilia Stephanoidea y familia Stephanidae <i>A. Aguiar</i> 273	Capítulo 37 Familia Bethyidae <i>J. M. Vargas-Rojas y M. Terayama</i> 427
Capítulo 25 Superfamilia Trigonalioidea y familia Trigonalidae <i>D. Carmean</i> 279	Capítulo 38 Superfamilia Apoidea <i>V. H. Gonzalez</i> 443
Capítulo 26 Superfamilia Megalyroidea y familia Megalyridae <i>R. S. Shaw</i> 283	Capítulo 39 Familia Sphecidae <i>S. T. P. Amarante</i> 449
Capítulo 27 Superfamilia Ichneumonoidea <i>M. J. Sharkey y D. B. Wahl</i> 287	Capítulo 40 Familia Crabronidae <i>S. T. P. Amarante</i> 457
	Capítulo 41 Familia Colletidae <i>V. H. Gonzalez</i> 471
	Capítulo 42 Familia Andrenidae <i>V. H. Gonzalez</i> 475

Capítulo 43 Familia Halictidae <i>V. H. Gonzalez</i> 479	Capítulo 57 Superfamilia Proctotrupoidea <i>L. Masner</i> 609
Capítulo 44 Familia Megachilidae <i>V. H. Gonzalez</i> 483	Capítulo 58 Familia Proctotrupidae <i>L. Masner</i> 613
Capítulo 45 Familia Apidae <i>G. Nates-Parra</i> 487	Capítulo 59 Familia Diapriidae <i>L. Masner</i> 615
Capítulo 46 Superfamilia Vespoidea <i>D. J. Brothers, A. T. Finnamore y</i> <i>y F. Fernández</i> 505	Capítulo 60 Familia Heloridae <i>L. Masner</i> 619
Capítulo 47 Familia Sierolomorphidae <i>D. J. Brothers y C. E. Sarmiento</i> 515	Capítulo 61 Familia Monomachidae <i>L. Masner</i> 621
Capítulo 48 Familia Rhopalosomatidae <i>C. E. Sarmiento</i> 517	Capítulo 62 Familia Pelecinidae <i>L. Masner</i> 623
Capítulo 49 Familia Formicidae <i>F. Fernández y E. E. Palacio</i> 521	Capítulo 63 Superfamilia Mymarommatoidea y familia Mymarommatidae <i>G. A. P. Gibson</i> 627
Capítulo 50 Familia Vespidae <i>C. E. Sarmiento y J. M. Carpenter</i> 539	Capítulo 64 Superfamilia Chalcidoidea <i>G. A. P. Gibson</i> 629
Capítulo 51 Familia Scolidae <i>F. Fernández</i> 557	Capítulo 65 Familia Chalcididae <i>G. Delvare y D. C. Arias-Penna</i> 647
Capítulo 52 Familia Bradynobaenidae <i>D. J. Brothers</i> 559	Capítulo 66 Familia Leucospidae <i>D. C. Arias-Penna</i> 661
Capítulo 53 Familia Pompilidae <i>F. Fernández</i> 563	Capítulo 67 Familia Eurytomidae <i>M. Gates</i> 667
Capítulo 54 Familia Mutillidae <i>D. J. Brothers</i> 577	Capítulo 68 Familia Pteromalidae <i>P. E. Hanson y S. L. Heydon</i> 673
Capítulo 55 Familia Sapygidae <i>D. J. Brothers</i> 595	Capítulo 69 Familia Agaonidae <i>J. Y. Rasplus y L. Soldati</i> 683
Capítulo 56 Familia Tiphidae <i>L. S. Kimsey y D. J. Brothers</i> 597	Capítulo 70 Familia Torymidae <i>P. E. Hanson</i> 699

Capítulo 71 Familia Ormyridae <i>P. E. Hanson</i> 703	Capítulo 86 Familia Scelionidae <i>L. Masner y T. M. Arias-Penna</i> 775
Capítulo 72 Familia Perilampidae <i>D. C. Darling</i> 705	Capítulo 87 Superfamilia Ceraphronoidea <i>L. Masner</i> 785
Capítulo 73 Familia Eucharitidae <i>J. Heraty</i> 709	Capítulo 88 Familia Ceraphronidae <i>L. Masner</i> 787
Capítulo 74 Familia Eupelmidae <i>G. A. P. Gibson</i> 717	Capítulo 89 Familia Megaspilidae <i>L. Masner</i> 789
Capítulo 75 Familia Tanaostigmatidae <i>J. La Salle</i> 721	Capítulo 90 Superfamilia Evanioidea <i>W. Mason</i> 793
Capítulo 76 Familia Encyrtidae <i>J. S. Noyes</i> 727	Capítulo 91 Familia Evanidae <i>A. R. Deans</i> 795
Capítulo 77 Familia Aphelinidae <i>G. A. P. Gibson</i> 745	Capítulo 92 Familia Aulacidae <i>D. R. Smith</i> 803
Capítulo 78 Familia Signiphoridae <i>G. A. P. Gibson</i> 749	Capítulo 93 Familia Gasteruptiidae <i>D. R. Smith</i> 807
Capítulo 79 Familia Tetracampidae <i>G. A. P. Gibson</i> 751	Capítulo 94 Superfamilia Cynipoidea <i>M. Buffington, Z. Liu y F. Ronquist</i> 811
Capítulo 80 Familia Rotoitidae <i>G. A. P. Gibson</i> 753	Capítulo 95 Familia Ibalidae <i>F. Ronquist y Z. Liu</i> 825
Capítulo 81 Familia Eulophidae <i>M. E. Schauff, M. Gates y J. La Salle</i> 755	Capítulo 96 Familia Liopteridae <i>F. Ronquist y Z. Liu</i> 827
Capítulo 82 Familia Trichogrammatidae <i>J. Pinto</i> 761	Capítulo 97 Familia Figitidae <i>M. Buffington y F. Ronquist</i> 829
Capítulo 83 Familia Mymaridae <i>J. T. Huber</i> 765	Capítulo 98 Familia Cynipidae <i>Z. Liu y F. Ronquist</i> 839
Capítulo 84 Superfamilia Platygastroidea <i>L. Masner y T. M. Arias-Penna</i> 769	Capítulo 99 Lista de los taxones supraespecíficos de Hymenoptera en la Región Neotropical 851
Capítulo 85 Familia Platygastriidae <i>L. Masner y T. M. Arias-Penna</i> 771	

Los autores

Alexander Aguiar

Museu de Zoologia
Universidade de São Paulo
Av. Nazare 481
São Paulo, SP, 04263-000
BRASIL
apaguiar@usp.br

Servio T. P. Amarante

Museu de Zoologia
Universidade de São Paulo
Av. Nazare 481
São Paulo, SP, 04263-000
BRASIL
serviopa@usp.br

Diana C. Arias-Penna

Instituto Humboldt
Apartado Aéreo 8693
Bogotá D. C.
COLOMBIA
Dirección actual:
Posgrado en Sistemática
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D.C.
COLOMBIA
dcariaspe@unal.edu.co

Tania M. Arias-Penna

Instituto Humboldt
Apartado Aéreo 8693
Bogotá D. C.
COLOMBIA
Dirección actual:
Posgrado en Sistemática
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D.C.
COLOMBIA
tmariaspe@unal.edu.co

Denis J. Brothers

School of Biological and Conservation Sciences
University of KwaZulu-Natal
Private Bag X01 Scottsville
3209 SOUTH AFRICA
brothers@ukzn.ac.za

Matt Buffington

Department of Computational Science and
Information Technology
Florida State University
Tallahassee, FL 32306-4120
USA
mbuffington@cdfa.ca.gov

Diego F. Campos

Posgrado en Sistemática
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D. C.
COLOMBIA
dfcamposm@unal.edu.co

Fernando Cantor

Facultad de Ciencias
Universidad Militar Nueva Granada
Carrera 11 No. 101-80, Of. 206D
Bogotá D.C.
COLOMBIA
fcantor@insecta.ufv.br

Dave Carmean

Biological Sciences
Simon Fraser University
Burnaby, British Columbia V5A 1S6
CANADA
carmean@incoming.verizon.net

James M. Carpenter

Department of Entomology
American Museum of Natural History
Central Park West at 79th Street,
New York, New York 10024-5192
carpente@amnh.org

José Ricardo Cure

Facultad de Ciencias
Universidad Militar Nueva Granada
Carrera 11 No. 101-80, Of. 206D
Bogotá D.C.
COLOMBIA
jrcure@umng.edu.co

D. Chris Darling

Royal Ontario Museum
100 Queen's Park, Toronto, Ontario. M5S 2C6
CANADA
chrisd@rom.on.ca

Andrew R. Deans

Department of Entomology
University of Illinois
320 Morrill Hall
505 Goodwin Ave.
Urbana, IL 61801
USA
adeans@csit.fsu.edu

Gérard Delvare

CIRAD, TA40/02
Avenue d'Agropolis
34398 Montpellier Cedex 5
FRANCE
gerard.delvare@cirad.fr

Fernando Fernández C.

Profesor Asociado
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D. C.
COLOMBIA
ffernandezca@unal.edu.co

Albert T. Finnamore

The Provincial Museum of Alberta,
Invertebrate Zoology Program,
12845-102 Avenue,
Edmonton, Alberta, T5N 0M6
CANADA
afinnamore@mcd.gov.ab.ca

Félix M. Fontal-Cazalla

Museo Nacional de Ciencias Naturales
Dept. de Biodiversidad y Biología Evolutiva
c/o José Gutierrez Abascal 2,
Madrid 28006
ESPAÑA

Michael Gates

Systematic Entomology Laboratory, USDA
c/o U. S. National Museum of Natural History,
Washington D. C. 20560-0168
USA
mgates@sel.barc.usda.gov

Gary A. P. Gibson

ECORC
Agriculture and Agri-Food Canada
Central Experimental Farm
K.W. Neatby Building
Ottawa, Ontario K1A 0C6
CANADA
gibsong@agr.gc.ca

Víctor Hugo Gonzalez

Division of Entomology
Snow Hall, 1460 Jayhawk Blvd.
University of Kansas
Lawrence, Kansas 66045-7523
USA
vhgonza@mail.ku.edu

Paul E. Hanson

Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica
A. P. 2060 San Pedro,
San José
COSTA RICA
cgodoy@inbio.ac.cr

John Heraty

Department of Entomology
Entomology Building 212
University of California
Riverside, CA 92521
USA
john.heraty@ucr.edu

Steven L. Heydon

Department of Entomology
Bohart Museum
University of California, Davis
One Shields Avenue
Davis, CA 95616-8584
USA
slheydon@ucdavis.edu

John T. Huber

ECORC
Agriculture and Agri-Food Canada
Central Experimental Farm
K.W. Neatby Building
Ottawa, Ontario
K1A 0C6
CANADA
huberjh@agr.gc.ca

Lynn S. Kimsey

Department of Entomology
Bohart Museum
University of California, Davis
One Shields Avenue
Davis, CA 95616-8584
USA
lskimsey@ucdavis.edu

John La Salle

CSIRO Entomology
GPO Box 1700
Canberra ACT 2601
AUSTRALIA
john.lasalle@csiro.au

Zhiweu Liu

Arizona-Sonora Desert Museum
2021 N. Kinney Rd.
Tucson, AZ 85743-8918
USA
zliu@desertmuseum.org

Aristóbulo López-Ávila

Programa Nacional de Manejo Integrado de Plagas
MIP
CORPOICA
Apartado Aéreo 240142
Las Palmas
Bogotá D.C.
COLOMBIA
alopez@corpoica.org.co

Lubomir Masner

ECORC
Agriculture and Agri-Food Canada
Central Experimental Farm
K.W. Neatby Building
Ottawa, Ontario
K1A 0C6
CANADA

William (Bill) R. M. Mason (Fallecido)

The Canadian National Collection of Insects
Agriculture and Agri-Food Canada
Central Experimental Farm
K.W. Neatby Building
Ottawa, Ontario K1A 0C6
CANADA
wmason@heaven.cielo

Juan José Morrone

Museo de Zoología
Facultad de Ciencias
UNAM
Apartado Postal 70-399
04510 México D. F.
MÉXICO
jjm@hp.ciencias.unam.mx

Guiomar Nates-Parra

LABUN
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D. C.
COLOMBIA
mgnatesp@unal.edu.co

José Luis Nieves-Aldrey

Museo Nacional de Ciencias Naturales
Dept. de Biodiversidad y Biología Evolutiva
c/o José Gutierrez Abascal 2,
Madrid 28006
ESPAÑA
aldrey@mncn.csic.es

John S. Noyes

Department of Entomology
The Natural History Museum,
Cromwell Road, London, SW7 5BD
UK
jsn@nhm.ac.uk

Massimo Olmi

Dipartimento di Protezione delle Pianta
Università degli Studi della Toscana
Sezione di Entomologia
Via S. Camillo de Lellis
01100 Viterbo, IA
ITALIA
olmi@unitus.it

Edgard E. Palacio

Fundación Nova Hylaea
Bogotá D.C.
COLOMBIA
parasitoideus@yahoo.com

Daniel Pineda

Toxinología
Facultad de Agronomía
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D. C.
COLOMBIA
danielpinedar@hotmail.com

John Pinto

109 Entomology
Department of Entomology
University of California, Riverside
Riverside, California 92521-0314
USA
johnpinto@ucr.edu

Jean-Yves Rasplus

INRA - Centre de Biologie et de Gestion des
Populations
Campus International de Baillarguet - CS 30 16
34988 Montferrier-sur-Lez
FRANCE
rasplus@ensam.inra.fr

Fredrik Ronquist

Department of Computational Science and
Information Technology
Florida State University
Tallahassee, FL 32306-4120
USA
ronquist@sel.barc.usda.gov

Carlos E. Sarmiento

Department of Entomology
University of Kentucky
Lexington, Kentucky 40542-0091
Dirección actual:
Instituto de Ciencias Naturales
Apartado 7495
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D. C.
COLOMBIA
cesarmientom@unal.edu.co

Michael E. Schauff

Systematic Entomology Laboratory, USDA
c/o U. S. National Museum of Natural History,
Washington, D. C. 20560-0168
USA
schauff@ba.ars.usda.gov

Michael J. Sharkey

Department of Entomology
University of Kentucky
Lexington, Kentucky 40542-0091
USA
msharkey@uky.edu

Richard Scott Shaw

Department of Renewable Resources
P. O. Box 3354
University of Wyoming
Laramie, WY 82071-3354
USA
braconid@uwyo.edu

David R. Smith

Systematic Entomology Laboratory
National Museum of Natural History
Smithsonian Institution
P. O. Box 37012
MRC-168
Washington, D. C. 20013-7012
USA
dsmith@sel.barc.usda.gov

Laurent Soldati

INRA, Centre de Biologie et de Gestion des
Populations
Campus International de Baillarguet, CS 30016
34988 Montferrier sur Lez
FRANCE
www.inra.fr

Mamoru Terayama

2-12-29, Naka-cho, Iwatsuki
Saitama, 339-0054
JAPAN
terayama@fa2.so-net.ne.jp

Juan Manuel Vargas-Rojas

Posgrado en Entomología
Facultad de Agronomía
Universidad Nacional de Colombia
Bogotá D.C.
COLOMBIA
jmvargasr@unal.edu.co

Eduardo Virla

PROIMI
Tucumán
ARGENTINA
evirla@hotmail.com

David B. Wahl

American Entomological Institute
3005 SW 56th Avenue
Gainesville, FL 32608-5047
USA
dr_x@msn.com

Lista de figuras

Capítulo 2

- Figura 2.1** Ubicación de Hymenoptera dentro de Holometabola 8
- Figura 2.2** Número de géneros neotropicales descritos por superfamilia 16
- Figura 2.3** Porcentaje de géneros neotropicales descritos por superfamilia 16
- Figura 2.4** Número de especies neotropicales descritas por superfamilia 17
- Figura 2.5** Porcentaje de especies neotropicales descritas por superfamilia 17

Capítulo 3

- Figura 3.1** Edad geológica de la aparición de las superfamilias de Hymenoptera 39
- Figura 3.2** Propuestas de filogenia de Hymenoptera de los grandes grupos 41
- Figura 3.3** Filogenia de consenso en Hymenoptera 42
- Figura 3.4** Filogenia de Hymenoptera según Gauld y Hanson (1995) 42
- Figura 3.5** Filogenias propuestas en Proctotrupomorpha y Evaniomorpha 43
- Figura 3.6** Filogenia en Apoidea 46
- Figura 3.7** Evolución de los tipos de alimentación en larvas de Hymenoptera 46
- Figura 3.8** Formas de vida en larvas de los grupos basales de Hymenoptera 47
- Figura 3.9** Evolución en Chrysidoidea 47
- Figura 3.10** Evolución en Vespoidea 48

Capítulo 4

- Figuras 4.1-4.11** Morfología general de Hymenoptera 58-69
- Figuras del Glosario** 70-91

Capítulo 5

- Figuras 5.1-5.6** Morfología larval de Hymenoptera 97-99
- Figura 5.7** Pata de *Pelecinus polyturator* 103
- Figuras 5.8-5.14** Morfología del ovipositor en Hymenoptera 105-107

Capítulo 6

- Figuras 6.1-6.8** Implementos y métodos generales de recolección y montaje para Hymenoptera 116-129

Capítulo 7

- Figura 7.1** Provincias biogeográficas de América Latina y el Caribe 134

Capítulo 10

- Figuras 10.1-10.64** Clave para superfamilias de Hymenoptera 177-202

Capítulo 11

- Figuras 11.1-11.10** Clave para familias de «Symphyta» 205-207

Capítulo 12

- Figura 12.1** Habitus de *Xyela* sp. 209

Capítulo 14

- Figura 14.1** Habitus de *Arge* sp. 213
- Figuras 14.2-14.103** Claves para subfamilias y géneros de Argidae 215-226

Capítulo 15

- Figura 15.1** Habitus de *Trichosoma* sp.227
Figuras 15.2-15.10 Clave para géneros
 de Cimbicidae228-229

Capítulo 16

- Figura 16.1** Habitus de *Neodiprion* sp.231
Figuras 16.2-16.5 Clave para géneros de
 Diprionidae232

Capítulo 17

- Figura 17.1** Habitus de *Acordulecera* sp.233
Figuras 17.2-17.60 Claves para subfamilias y
 géneros de Pergidae235-241

Capítulo 18

- Figura 18.1** Habitus de *Dolerus* sp.243
Figuras 18.2-18.40 Claves para subfamilias y
 géneros de Tenthredinidae245-252

Capítulo 19

- Figura 19.1** Habitus de *Pamphilius* sp.253

Capítulo 20

- Figura 20.1** Habitus de *Janus* sp.255

Capítulo 21

- Figura 21.1** Habitus de *Urocerus* sp.257
Figuras 21.2-21.9 Clave para géneros de Siricidae
258-259

Capítulo 22

- Figura 22.1** Habitus de *Xiphydria* sp.261
Figuras 22.2-22.3 Clave para géneros de
 Xiphydriidae262

Capítulo 23

- Figura 23.1** Habitus de *Orussus* sp.263
Figuras 23.2-23.4 Clave para géneros de Orussidae
264-265

Capítulo 24

- Figura 24.1** Habitus de *Megischus* sp.273
Figuras 24.2-24.8 Clave para géneros de
 Stephanidae276

Capítulo 25

- Figura 25.1** Habitus de *Poecilognathos* sp.279

Capítulo 26

- Figura 26.1** Habitus de *Megalyridea* sp.283

Capítulo 27

- Figura 27.1** Habitus de *Clydonium quintanillai* 287
Figura 27.2 Habitus de *Meteorus* sp. (Braconidae)
288
Figura 27.3 Habitus de *Sciocryptus lachnaeis* 288
Figuras 27.4-27.18 Clave para familias de
 Ichneumonoidea290-291

Capítulo 28

- Figura 28.1** Habitus de *Zonopimpla* n. sp.293
Figuras 28.2-28.172 Clave para subfamilias de
 Ichneumonidae294-325

Capítulo 29

- Figura 29.1** Habitus de *Digonogastra* sp.331
Figuras 29.2-29.76 Clave para subfamilias de
 Braconidae333-341
Figura 29.77 Habitus de *Adelius* sp.344
Figura 29.78 Habitus de *Bassus* sp.344
Figura 29.79 Habitus de *Gnathopleura* sp.345
Figura 29.80 Habitus de *Ephedrus* sp.346
Figura 29.81 Habitus de *Apozyx* sp.347
Figura 29.82 Habitus de *Conobregma* sp.347
Figura 29.83 Habitus de *Blacus* sp.348
Figura 29.84 Habitus de *Digonogastra* sp.348
Figura 29.85 Habitus de *Cardiochiles* sp.349
Figura 29.86 Habitus de *Capitonus* sp.350
Figura 29.87 Habitus de *Chelonius* sp.350
Figura 29.88 Habitus de *Spathius* sp.352
Figura 29.89 Habitus de *Syntretus* sp.352
Figura 29.90 Habitus de *Gnamptodon* sp.353
Figura 29.91 Habitus de *Wroughtonia* sp.354

Figura 29.92	Habitus de <i>Homolobus</i> sp.	355
Figura 29.93	Habitus de <i>Parahormius</i> sp. ...	355
Figura 29.94	Habitus de <i>Ichneutes</i> sp.	356
Figura 29.95	Habitus de <i>Macrocentrus</i> sp.	357
Figura 29.96	Habitus de <i>Masona</i> sp.	357
Figura 29.97	Habitus de <i>Epsilogaster</i> sp.	358
Figura 29.98	Habitus de <i>Meteoridea</i> sp.	358
Figura 29.99	Habitus de <i>Meteorus</i> sp.	359
Figura 29.100	Habitus de <i>Promicrogaster</i> sp.	360
Figura 29.101	Habitus de <i>Neomicrotypus</i> sp.	361
Figura 29.102	Habitus de <i>Mirax</i> sp.	362
Figura 29.103	Habitus de <i>Opius</i> sp.	362
Figura 29.104	Habitus de <i>Orgilus</i> sp.	363
Figura 29.105	Habitus de <i>Aleiodes</i> sp.	364
Figura 29.106	Habitus de <i>Sigalphus</i> sp.	365

Capítulo 30

Figuras 30.1-30.5	Clave para familias de Chrysidoidea	386-387
--------------------------	---	---------

Capítulo 31

Figura 31.1	Habitus de <i>Plumarius</i> sp.	389
--------------------	--------------------------------------	-----

Capítulo 32

Figura 32.1	Habitus de <i>Clystospenella</i> sp.	391
--------------------	---	-----

Capítulo 33

Figura 33.1	Habitus de <i>Probethylus callani</i> Richards, ♂	393
Figuras 33.2-33.4	Aspectos morfológicos y biológicos del género <i>Probethylus</i>	394

Capítulo 34

Figura 34.1	Habitus de <i>Embolemus</i> sp.	397
Figura 34.2	Habitus de <i>Ampulicomorpha schajovskoyi</i> De Santis y Vidal Sarmiento, ♂	398
Figura 34.3	Habitus de <i>Embolemus</i> sp., ♀	398

Capítulo 35

Figura 35.0	Habitus de <i>Gonatopus</i> sp., ♂	401
Figuras 35.1-35.42	Claves para subfamilias y géneros de Dryinidae	402-414

Capítulo 36

Figura 36.0	Habitus de <i>Chrysis</i> sp.	419
Figuras 36.1-36.33	Clave para subfamilias, tribus y géneros de Chrysididae	421-425

Capítulo 37

Figura 37.1	Habitus de <i>Bethylus</i> sp.	427
Figura 37.2	Resumen de las relaciones conocidas de aculeados	428
Figuras 37.3-37.59	Claves para subfamilias y géneros de Bethyidae	431-440

Capítulo 38

Figuras 38.1-38.2	Filogenia interna de Apoidea	444
Figuras 38.3-38.11	Clave para familias de Apoidea	446-448

Capítulo 39

Figura 39.1	Habitus de <i>Ampulex</i> sp.	449
Figura 39.2	Habitus de <i>Dolichurus</i> sp.	452
Figura 39.3	Habitus de <i>Ammophila</i> sp.	452
Figura 39.4	Habitus de <i>Chalybion</i> sp.	452
Figura 39.5	Habitus de <i>Sphex</i> sp.	452
Figuras 39.6-39.9	Clave para subfamilias y tribus de Sphecidae	453

Capítulo 40

Figura 40.1	Habitus de <i>Mellinus</i> sp.	457
Figura 40.2	Habitus de <i>Alysson</i> sp.	459
Figura 40.3	Habitus de <i>Microbembex</i> sp.	459
Figura 40.4	Habitus de <i>Neoplisis</i> sp.	459
Figura 40.5	Habitus de <i>Dryudella</i> sp.	459
Figura 40.6	Habitus de <i>Zanysson</i> sp.	459
Figura 40.7	Habitus de <i>Bembicinus</i> sp.	460
Figura 40.8	Habitus de <i>Crossocerus</i> sp.	460
Figura 40.9	Habitus de <i>Liris</i> sp.	460
Figura 40.10	Habitus de <i>Pemphredon</i> sp.	460
Figura 40.11	Habitus de <i>Pseneo</i> sp.	460
Figura 40.12	Habitus de <i>Aphilanthops</i> sp.	460
Figura 40.13	Habitus de <i>Eucerceris</i> sp.	460
Figura 40.14	Habitus de <i>Philanthus</i> sp.	460
Figuras 40.15-40.31	Claves para subfamilias y tribus de Crabronidae	461-465

Capítulo 41

- Figura 41.0** Habitus de *Hylaeus* sp.471
Figuras 41.1-41.11 Clave para subfamilias y tribus de Colletidae472-474

Capítulo 42

- Figura 42.0** Habitus de *Andrena* sp.475
Figuras 42.1-42.5 Clave para subfamilias y tribus de Andrenidae477

Capítulo 43

- Figura 43.0** Habitus de *Halictus* sp.479
Figura 43.1 Habitus de Halictidae481
Figuras 43.2-43.3 Clave para subfamilias y tribus de Halictidae481

Capítulo 44

- Figura 44.0** Habitus de *Megachile* sp.483
Figura 44.1 Habitus de *Coelioxys* sp.484

Capítulo 45

- Figura 45.1** Habitus de *Bombus* sp.487
Figuras 45.2-45.24 Claves para subfamilias, tribus y subtribus de Apidae490-496

Capítulo 46

- Figuras 46.1-46.24** Clave para familias de Vespoidea506-512

Capítulo 47

- Figura 47.1** Habitus de *Sierolomorpha* sp.515

Capítulo 48

- Figura 48.1** Habitus de *Rhopalosoma* sp.517
Figuras 48.2-48.5 Clave para géneros de Rhopalosomatidae518

Capítulo 49

- Figura 49.0** Habitus de *Formica* sp., ♀ (obrero) 521

- Figura 49.1** Habitus de *Formica* sp., ♂ 522

- Figuras 49.2-49.48** Clave para subfamilias de Formicidae 525-529

- Figura 49.49** Habitus de *Eciton* sp. 530

- Figura 49.50** Habitus de *Cerapachys* sp. 530

- Figura 49.51** Habitus de *Leptanilloides* sp. 530

- Figura 49.52** Habitus de *Hypoponera* sp. 531

- Figura 49.53** Habitus de *Amblyopone* sp. 531

- Figura 49.54** Habitus de *Ectatomma* sp. 531

- Figura 49.55** Habitus de *Heteroponera* sp. 532

- Figura 49.56** Habitus de *Paraponera* sp. 532

- Figura 49.57** Habitus de *Proceratium* sp. 532

- Figura 49.58** Habitus de *Dorymyrmex* sp. 532

- Figura 49.59** Habitus de *Paratrechina* sp. 533

- Figura 49.60** Habitus de *Pseudomyrmex* sp. 533

- Figura 49.61** Habitus de *Tatuidris* sp. 534

- Figura 49.62** Habitus de *Solenopsis* sp. 534

Capítulo 50

- Figura 50.0** Habitus de *Polybia* sp. 539

- Figuras 50.1-50.75** Claves para subfamilias, tribus y géneros de Vespidae541-549

Capítulo 51

- Figura 51.1** Habitus de *Campsomeris* sp. 557

- Figuras 51.2-51.3** Clave para géneros de Scoliidae558

Capítulo 52

- Figura 52.1** Habitus de Bradynobaenidae 559

- Figuras 52.2-52.8** Clave para subfamilias, tribus y géneros de Bradynobaenidae 560-561

Capítulo 53

- Figura 53.1** Habitus de *Arachnospila* sp. 563

- Figuras 53.2-53.23** Claves para subfamilias, tribus y géneros de Pompilidae 566-570

Capítulo 54

- Figura 54.0** Habitus de *Dasymutilla* sp., ♀ 577

- Figuras 54.1-54.35** Clave para subfamilias, tribus y géneros de Mutillidae 580-583

Capítulo 55

Figura 55.1 Habitus de *Sapyga* sp. 595

Capítulo 56

Figura 56.1 Habitus de *Tiphia* sp. 597

Figura 56.2 Habitus de *Methocha* sp. 598

Figuras 56.3-56.44 Clave para subfamilias, tribus y géneros de Tiphidae 599-603

Capítulo 57

Figuras 57.1-57.11 Clave para familias de Proctotrupeoidea 610-612

Capítulo 58

Figura 58.1 Habitus de *Exallonyx* sp. 613

Capítulo 59

Figura 59.1 Habitus de *Spilomicrus* sp. 615

Capítulo 60

Figura 60.1 Habitus de *Heloridus* sp. 619

Capítulo 61

Figura 61.1 Habitus de *Monomachus* sp. 621

Capítulo 62

Figura 62.1 Habitus de *Pelecinus* sp. 623

Capítulo 63

Figura 63.1 Habitus de *Palaeomymar* sp. 627

Capítulo 64

Figuras 64.1-64.82 Clave para familias de Chalcidoidea 632-644

Capítulo 65

Figura 65.1 Habitus de *Conura initia* 647

Figuras 65.2-65.55 Claves para subfamilias, tribus y géneros de Chalcididae 650-657

Capítulo 66

Figura 66.1 Habitus de *Leucospis* sp. 661

Figuras 66.2-66.9 Clave para géneros de Leucospidae 663-664

Capítulo 67

Figura 67.1 Habitus de *Eurytoma* sp. 667

Figuras 67.2-67.7 Clave para subfamilias de Eurytomidae 669

Capítulo 68

Figura 68.1 Habitus de *Habrocytus* sp. 673

Figuras 68.2-68.16 Clave para subfamilias de Eurytomidae 674-677

Capítulo 69

Figura 69.0 Habitus de *Pleistodontes* sp. 683

Figuras 69.1-69.31 Clave para géneros de Agaonidae. 690-695

Capítulo 70

Figura 70.1 Habitus de *Torymus* sp. 699

Figuras 70.2-70.16 Clave para géneros de Torymidae 700-702

Capítulo 71

Figura 71.1 Habitus de *Ormyrus* sp. 703

Capítulo 72

Figura 72.1 Habitus de *Perilampus* sp. 705

Figuras 72.2-72.12 Clave para géneros de Perilampidae 707

Capítulo 73

Figura 73.0 Habitus de *Pseudochalcura* sp. 709

Figuras 73.1-73.22 Clave para géneros de Eucharitidae 711-714

Capítulo 74

- Figura 74.1** Habitus de *Anastatus* sp. 717
Figuras 74.2-74.9 Clave para subfamilias de
 Eupelmidae 719

Capítulo 75

- Figura 75.1** Habitus de *Tanaostigmodes* sp.
 721
Figuras 75.2-75.12 Clave para géneros de
 Tanaostigmatidae
 724-725

Capítulo 76

- Figura 76.1** Habitus de Encyrtidae 727
Figuras 76.2-76.20 Morfología de Encyrtidae
 729-735

Capítulo 77

- Figura 77.1** Habitus de *Aphytis* sp. 745

Capítulo 78

- Figura 78.1** Habitus de *Signiphora* sp. 749

Capítulo 79

- Figura 79.1** Habitus de *Epiclerus* sp. 751

Capítulo 80

- Figura 80.1** Habitus de Rotoitidae 753

Capítulo 81

- Figura 81.0** Habitus de *Aprostocetus* sp.
 755
Figuras 81.1-81.21 Clave para subfamilias de
 Eulophidae 757-759

Capítulo 82

- Figura 82.1** Habitus de *Ophioneurus* sp. 761
Figuras 82.2-82.6 Morfología de
 Trichogrammatidae 762

Capítulo 83

- Figura 83.1** Habitus de *Gonatocerus* sp. 765

Capítulo 84

- Figuras 84.1-84.3** Clave para familias de
 Platygastroidea 770

Capítulo 85

- Figura 85.1** Habitus de *Trichacoides* sp. 771
Figuras 85.2-85.9 Clave para familias de
 Platygastriidae 773

Capítulo 86

- Figura 86.1** Habitus de *Trimorus* sp. 775
Figuras 86.2-86.19 Clave para tribus de
 Scelioninae 778-781

Capítulo 87

- Figuras 87.1-87.2** Clave para familias de
 Ceraphronoidea 786

Capítulo 88

- Figura 88.1** Habitus de *Ceraphron* sp. 787

Capítulo 89

- Figura 89.1** Habitus de *Megaspilus* sp. 789

Capítulo 90

- Figuras 90.1-90.2** Clave para familias de
 Evanioidea 793-794

Capítulo 91

- Figura 91.1** Habitus de *Prosevania* sp. 795
Figuras 91.2-91.20 Clave para géneros de
 Evaniidae 797-798

Capítulo 92

- Figura 92.1** Habitus de *Pristaulacus* sp. 803

Capítulo 93

Figura 93.1 Habitus de *Gasteruption* sp. 807

Capítulo 94

Figuras 94.1-94.53 Clave para familias y algunas subfamilias, tribus y géneros de Cynipoidea 813-821

Capítulo 95

Figura 95.1 Habitus de *Ibalia* sp. 825

Capítulo 96

Figura 96.1 Habitus de *Mesocynips* sp. 827

Capítulo 97

Figura 97.1 Habitus de *Xyalophora* sp. 829

Capítulo 98

Figura 98.1 Habitus de *Diplolepis* sp. 839

Lista de tablas y cuadros

Créditos

Cuadro 0	Derechos de autor	xxix
Tabla 0	Fuentes de las figuras	xxix

Capítulo 2

Tabla 2.1	Relación de superfamilias, familias y subfamilias de himenópteros	18
Tabla 2.2	Comparación del número de géneros y especies descritos por superfamilia	28

Capítulo 3

Cuadro 3.1	Caracteres para Hymenoptera recopilados por Vilhelmsen (1997)	38
-------------------	---	----

Capítulo 4

Tabla 4.1	Comparación entre los principales sistemas de nomenclatura de venas en Hymenoptera	65
------------------	--	----

Capítulo 5

Cuadro 5.1	Clasificación pseudo-evolutiva/ecológica de los Hymenoptera	94
Cuadro 5.2	Familias de Hymenoptera registradas para Costa Rica, y estimado del número de especies para cada una, según Gaston <i>et al.</i> (1996:107)	95
Tabla 5.1	Superfamilias y familias de himenópteros del mundo, según Gauld y Hanson (1995)	109

Capítulo 8

Tabla 8.1	Listado de Hymenoptera «Parasítica» reportados en Colombia como agentes de control biológico de plagas	155
------------------	--	-----

Capítulo 27

Tabla 27.1	Principales diferencias entre un Ichneumonidae y un Braconidae típicos	288
-------------------	--	-----

Capítulo 28

Cuadro 28.1	Sinopsis de las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae	296
Tabla 28.1	Principales diferencias entre los parasitoides idiobiontes y koinobiontes	298
Tabla 28.2	Características biológicas generales de las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae	302

Capítulo 29

Tabla 29.1	Aspectos biológicos mas sobresalientes de las subfamilias de Braconidae	342
-------------------	---	-----

Capítulo 45

Tabla 45.1	Resumen de la distribución y modos de vida de subfamilias y tribus de las abejas de la Familia Apidae presentes en el Neotrópico	500
-------------------	--	-----

Capítulo 69

Cuadro 69.1	Géneros de Agaonidae en la Región Neotropical	684
--------------------	---	-----

Capítulo 75

Cuadro 75.1	Géneros de Tanaostigmatidae presentes en el Neotrópico, su distribución, número de especies descritas, y biología	723
--------------------	---	-----

Créditos

Cuadro 0 Derechos de autor.

(c) Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, a excepción de:	(c) Figuras del Capítulo 73 (Eucharitidae): J. Heraty.
(c) Agriculture Canada, textos de los capítulos 1, 4, 10, 11, 28, 30, 46, 55, 57 a 62, 67 a 83, 84 a 86, 87 a 89 y 90.	(c) SEA, España, capítulos 2 y 3.
(c) Imagen de la portada: Klaus Bolte, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada.	(c) Instituto Humboldt, texto del capítulo 37 (Bethyidae).

Tabla 0 Fuentes de las figuras.

Figuras	Fuente
4.1-4.11 y Glosario, 10.1-10.64, 11.1-11.4, 11.6, 11.8-11.9A, 12.1, 14.1, 15.1, 16.1, 17.1, 18.1, 19.1, 20.1, 21.1, 22.1, 23.1, 24.1, 25.1, 26.1, 27.2, 30.1-30.5, 31.1, 32.1, 33.1, 34.1, 35.0, 36.0, 37.3-37.7, 38.3-38.11, 39.1-39.9, 40.1-40.31, 41.0, 42.0, 43.0, 44.0, 45.1, 46.1-46.24, 47.1, 48.1, 49.0-49.1, 50.0, 51.1, 53.1, 54.0, 54.1, 55.1, 56.1-56.2, 57.1-57.11, 58.1, 59.1, 60.1, 61.1, 62.1, 63.1, 64.27-64.30, 64.36, 64.51-64.53, 64.57-64.59, 64.61-64.62, 64.64, 64.68-64.76, 64.78, 64.80, 66.1, 67.1, 68.1, 69.0, 69.8, 70.1, 71.1, 73.0, 74.1, 75.1, 76.1, 77.1, 78.1, 79.1, 80.1, 81.0, 82.1, 83.1, 84.1-84.3, 85.1, 86.1, 87.1-87.2, 88.1, 89.1, 90.1-90.2, 92.1, 93.1, 95.1, 96.1, 97.1, 98.1	(c) Goulet, H. y J. T. Huber (eds). 1993. <i>Hymenoptera of the world: An identification guide to families</i> . Agriculture Canada, Ottawa. vii+668 pp.

Tabla 0 Fuentes de las figuras (continuación).

Figuras	Fuente
5.1-5.3	(c) Evans, H. E. 1987. Order Hymenoptera, pp. 597-710, en: Stehr, F.W. (ed.). <i>Immature insects</i> . Vol. 1. Kendall/Hunt Pub. Co., Iowa.
6.2D, 6.2F, 6.5C y 6.6C	(c) Martínez C. 2005. <i>Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia</i> . Instituto Humboldt. Bogotá D. C., Colombia. 546 pp.
29.1-29.106	(c) Wharton R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). 1997. <i>Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)</i> . Special Publication Number 1. The International Society of Hymenopterists. Washington D. C. 439 pp.
45.2-45.24	(c) Silveira, F., G. A. R. Melo y E. A. B. Almeida. 2002. <i>Abelhas brasileiras: Sistemática e identificação</i> . Belo Horizonte, Brasil. 253 pp.
49.2-49.62	(c) Fernández, F. 2003. (ed.). <i>Introducción a las hormigas de la Región Neotropical</i> . Instituto Humboldt, Bogotá. xxvi+398 pp.
65.1	(c) Arias, D. C. y G. Delvare. 2003. Lista de los géneros y especies de la familia Chalcididae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la Región Neotropical. <i>Biota Colombiana</i> 4(2):123-145.
65.2-65.55	(c) Delvare, G. y Z. Bouček. 1992. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). <i>Memoirs of the American Entomological Institute</i> 53: iv, 1-466.
66.2-66.9	(c) Bouček, Z. 1974. A revision of the Leucospidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. <i>Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology</i> 23:1-241.
64.34, 64.56, 64.79, 64.82, 68.2-68.16, 70.2-70.16, 72.2-72.4, 72.7-72.10 76.2-76.20, 82.3-82.6	(c) Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). 1997. <i>Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)</i> . National Research Council of Canada, Ottawa. xi+794 pp.
85.2-85.9	(c) Masner, L. y L. Huggert. 1989. World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygasterinae and Sceliotrachelinae (Hymenoptera: Platygasteridae). <i>Memoirs of the Entomological Society of Canada</i> 147:1-214.
86.2-86.19	(c) Masner, L. 1980. Key to the Holarctic genera of Scelionidae, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera: Proctotrupoidea). <i>Memoirs of the Entomological Society of Canada</i> 113:1-54.

CAPÍTULO 1

El orden Hymenoptera

W. R. M. Mason, J. T. Huber y F. Fernández

Hymenoptera es uno de los grandes órdenes de insectos, junto con Coleoptera, Lepidoptera y Diptera. Cada uno de estos incluye más de 100.000 especies descritas en el mundo. Para Hymenoptera se manejan números entre 115.000 (Triplehorn y Johnson 2005) y 199.000 (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999) especies descritas, con algunas estimaciones que van de 600.000 a 1.200.000 (Grimaldi y Engel 2005). Para la Región Neotropical este libro reconoce 76 familias y, según Fernández 2000, se han

descrito unas 24.000 especies, aunque el número real debe ser mucho mayor. El orden se conoce desde el Triásico, con más de 230 millones de años, y su posición filogenética dentro de Holometabola (Endopterygota) no está clara, aunque parece tratarse de un grupo altamente aislado y basal (Kristensen 1999).

No es fácil hacer generalizaciones en un grupo con tantas especies sin tener que citar excepciones, pero algunas de estas generalizaciones son útiles.

Diagnosis

En el reconocimiento de un grupo se prefieren los rasgos únicos (sinapomorfias) que se hallen presentes en todos los componentes del grupo. Sólo unos pocos atributos morfológicos cumplen estas condiciones en Hymenoptera. En los adultos son los siguientes:

- Las partes bucales son del tipo mandibulado y las secciones basales del labio y la maxila están muy unidas lado a lado, con un pliegue transverso agudo cerca del tercio basal, según se muestra en la Figura 4.2D. El complejo labiomaxilar puede plegarse detrás de la cabeza o extenderse más allá de las mandíbulas, debido a la acción muscular que mueve la sección basal (cardo) y simultáneamente la endereza (por extensión) o pliega (por contracción) en la unión transversa. Aunque es difícil de observar, el labio sólo está unido por sus lados a la maxila y no directamente a la cabeza, como es usual en otros insectos mandibulados. La maxila retiene su unión directa con la cabeza.
- El ala posterior posee una fila de unos pocos a muchos hámulos, dispuestos en su margen anterior. En unos pocos Hymenoptera, algunos hámulos se encuentran también en

la base del margen anterior. Los hámulos se involucran en una especie de banda esclerotizada parecida a un canaleta (pliegue frenal) opuesto al margen posterior del ala anterior. En vuelo, hacen que las alas anterior y posterior actúen como un solo plano de sustentación. Los hámulos constituyen la sinapomorfia más fuerte, así como el carácter diagnóstico más confiable y más fácilmente observable de los himenópteros. Esta característica no se puede utilizar, por supuesto, en las numerosas especies secundariamente braquípteras o ápteras.

- El ovipositor (válvulas 1 y 2) está articulado al valvífero en la base y tiene dos pares de músculos que lo habilitan para moverse hacia abajo y para taladrar verticalmente. Cuando no está en uso, el ovipositor puede plegarse hacia arriba dentro de sus vainas (válvula 3) por la acción de un par de músculos en oposición. La mayoría de los Platygastróidea y el género *Pelecinus* (Pelecinidae) constituyen la excepción, pues han perdido esta flexibilidad. Según Vilhelmsen (2000) el ovipositor de Hymenoptera es único dentro de Endopterygota, al estar bien desarrollado y semejar al de un grupo muy ancestral, Zygentoma. La retención de un ovipositor «plesiomórfico», que permite a las hembras colocar huevos en multitud de sustratos, pudo haber sido un factor clave en la evolución del orden (Quicke 1997).

Uno de los aspectos más importantes en Hymenoptera es el relativo a su genética. La determinación del sexo normalmente es por haplodiploidía. En este sistema los huevos no fertilizados (haploides) poseen la mitad del número de cromosomas que se encuentra en los huevos fertilizados (diploides), desarrollándose ambos tipos de huevo. Los machos normalmente son haploides, mientras las hembras son siempre diploides pues surgen de huevos fertilizados. Gracias al control de la fertilización de los huevos que coloca, la hembra puede regular la tasa de sexos; se pueden presentar, por ejemplo, huevos fertilizados puestos en huéspedes grandes y huevos no fertilizados en huéspedes pequeños. Además, el sexo haploide permite que las mutaciones recesivas letales se eliminen rápidamente de la población debido a que no pueden enmascarse en los machos y transmitirse a la siguiente generación.

Hay otras características que sirven para identificar himenópteros en campo o laboratorio, aunque son menos fiables porque algunas de ellas se encuentran también en otros órdenes de insectos. El Capítulo 3 sobre Filogenia (especialmente el Cuadro 3.1) ofrece una lista de las sinapomorfias propuestas recientemente para el orden. Los siguientes caracteres pueden verse solos o en combinaciones diferentes en cualquier himenóptero:

- Cuatro alas membranosas; las posteriores más cortas que las anteriores; las membranas no oscurecidas por escamas o pelos muy densos.
- Alas con menos venas que en muchos insectos, usualmente con cuatro venas longitudinales (rara vez cinco o seis), pero éstas desviadas y confundidas con venas transversas en la parte central del ala, de tal forma que no se ven continuas; frecuentemente hay muchas menos venas en las especies más pequeñas.
- Las venas transversas —frecuentemente difíciles de distinguir de las longitudinales— pocas veces son más de siete.
- Base del ala anterior cubierta por un esclerito pequeño y redondeado: la tégula.
- Ala anterior usualmente con estigma (área esclerotizada triangular o semicircular) sobre el margen anterior, en el punto medio. En su base, el estigma se separa de la vena costal por una incisión. Estos rasgos algunas veces (30%) se pierden en especies de tamaño muy pequeño y con venación reducida.
- Tergo abdominal 1 fusionado con el metanoto, aunque hay una conexión movable entre los segmentos 1 y 2 del abdomen (Apocrita).
- Usualmente (90% o más) el abdomen aparente (metasoma) está unido al tórax aparente (mesosoma) por una conexión muy angosta (la «cintura de avispa»); esta conexión es realmente la articulación entre los tergos abdominales 1 y 2.

- Un ovipositor verdadero, primitivo, con tres pares de valvas en la hembra y algunas veces visible ventral o apicalmente.

Es posible además identificar Hymenoptera sin alas (ápteros) o con alas reducidas (braquípteros), por otros medios:

- Partes bucales tipo mandibulado y con el mismo complejo de plegado labiomaxilar como en especies aladas (véase arriba).
- En casi todas las especies sin alas, incluyendo aquellas con una base metasomal relativamente ancha, hay una conexión estrecha entre el mesosoma y el metasoma. Las principales excepciones son los diminutos machos de avispas de los higos (Agaonidae).
- Todas las hembras sin alas poseen el ovipositor «himenopteriano», aunque, debido a que muchas de éstas son Aculeata, Platygastroidea, o Ceraphronoidea, el ovipositor raramente puede verse sin disección.
- Muchos poseen una cabeza prognata, o en parte prognata, de la que es visible su parte inferior. Los lados de la cabeza se extienden hacia abajo entre la fosa oral y el foramen magnum, donde se reúnen en un surco medio, o se fusionan completamente. No hay una verdadera gula (como en Coleoptera).

Los estados inmaduros de Hymenoptera no son tan fáciles de reconocer o caracterizar como los adultos. Vilhelmsen (1997) menciona el ojo con una sola capa de córnea como sinapomorfia para las larvas de este orden. Hymenoptera comprende dos tipos principales de larva: con forma de oruga y con forma de gusano. Los «Symphyta» poseen principalmente larvas con forma de oruga que se pueden mover sobre la vegetación. Éstas se pueden confundir con las larvas de Lepidoptera. Muchas larvas de Lepidoptera y «Symphyta» tienen tres pares de patas torácicas y un par de propatas apicales abdominales, aunque las orugas verdaderas tienen como mucho sólo cuatro pares de propatas sobre los segmentos abdominales 3 a 6. Típicamente, las larvas de «Symphyta» tienen al menos cinco pares de propatas, sobre los segmentos 2 a 6. Las propatas de «Symphyta» no poseen ganchillos, mientras las de Lepidoptera sí. Desafortunadamente, las propatas desaparecen, por lo general, en las larvas cavadoras de ambos órdenes, haciendo difícil diferenciarlas entre sí. Las larvas de «Symphyta» poseen un ojo simple, cuando este está presente; las larvas de Lepidoptera tienen más de uno. Apocrita tiene larvas sin patas, parecidas a gusanos, las cuales prácticamente carecen de rasgos externos. Éstas son, en su mayoría, confundibles con ciertas larvas de Coleoptera, por ejemplo con Curculionoidea, o con Cecidomyiidae (Diptera).

Kukalová-Peck (1991), Kristensen (1991, 1999) y Vilhelmsen (1997, 2001) listan y discuten más caracteres para Hymenoptera.

Breve bosquejo del orden

Como se mencionó, Hymenoptera es uno de los grupos de insectos más numerosos, con muchos miembros familiares para el común de las personas. Esta familiaridad se refleja en la gran variedad de nombres vernáculos que poseen algunos de sus grupos, como avispas, abejas y hormigas, o en términos más específicos como abeja melífera, abejorro, abejón, avispas papeleras, avispas afelpadas, hormigas del fuego, arrieras, hormiga loca y así. Muchos de estos nombres se aplican a los himenópteros más «comunes», esto es, los de Aculeata donde grupos sociales como hormigas, y algunas abejas y avispas los hacen más conspicuos.

En la literatura en inglés hay una gran obsesión por asignar nombres comunes a todas las categorías, desde orden hasta especie. Complicación innecesaria que lleva a multiplicar el nombre de una especie, básicamente de dos partes (género y especie) a varias, como la «hormiga del fuego», *Solenopsis geminata*.

En algunos casos un nombre puede designar una sola especie (como «hormiga loca» para *Paratrechina longicornis*), varias (como «abejorros») o muchos grupos no monofiléticos (como avispas para miembros de Vespidae, Pompilidae, Sphecidae y Scoliidae). ¿De donde vamos a crear nombres vulgares para los varios millones de especies de insectos? Por otra parte, en aquella literatura se usan nombres inexistentes en español, como las sawflies (¿moscas sierra?) para las especies de «Symphyta».

La importancia económica y médica de algunos himenópteros los hace propicios al interés de personas ajenas a la entomología. Aunque los himenópteros en general no tengan el atractivo visual de insectos como mariposas o escarabajos, poseen algunos grupos de extraordinaria belleza que los convierte en objeto de colección. Si aceptamos las apreciaciones de los himenopterólogos, la mayoría de especies de Hymenoptera pasan toda su vida inadvertidas por el público en general, ya sea por sus tamaños o por sus hábitos.

Tradicionalmente los himenopterólogos han dividido el orden en dos subórdenes, «Symphyta» (para las llamadas «sawflies» en Norteamérica), y Apocrita, o los Hymenoptera con «cintura de avispa».

Como se ha demostrado repetidamente (por ejemplo, Vilhelmsen 2001) «Symphyta» es una agrupación artificial, parafilética, y no conviene darle uso de categoría taxonómica. Este nombre debe usarse entre comillas para hacer entender que es una agrupación artificial, y así será tratado a lo largo de esta publicación.

Es mejor olvidarse de los subórdenes, y dividir Hymenoptera en superfamilias. Cualquier propuesta de grandes divisiones en el grupo debe esperar el consenso de los especialistas, apoyado en análisis filogenéticos adecuados.

Los himenópteros basales («Symphyta»)

Los «Symphyta» se conocen desde el Triásico, con fósiles de una familia viviente que ocupa, precisamente, la posición más basal en el orden: Xyelidae. Existen varias familias que poseen una serie de rasgos «primitivos» (simplesiomórficos) como larvas tipo oruga y alimentación casi exclusivamente basada en partes vegetales. Además, la venación es completa y no hay constricción entre el tórax y abdomen. Muchos de estos himenópteros basales son avispas relativamente grandes, de cuerpo blando y vuelo débil. El ovipositor está comprimido lateralmente y modificado con dientes marginales que semejan una sierra, para penetrar los tejidos de plantas. Las larvas poseen patas, ojos, antenas y pueden desplazarse sobre tallos y hojas. En algunos pocos grupos hay larvas sin ojos que pueden vivir en el interior de plantas.

Las avispas

Los himenópteros con constricción (Apocrita) son las avispas propiamente dichas. Mientras los «Symphyta» representan apenas una pequeña fracción de especies para el orden (aún menos para el Neotrópico), los apócritos constituyen la gran mayoría de himenópteros. En algunos lugares casi son los únicos himenópteros visibles. El tórax aparente está compuesto en verdad por el tórax y el primer segmento del abdomen el cual está tan fusionado que a veces no se puede distinguir. A estas dos partes fusionadas se las llama mesosoma. El abdomen aparente, llamado metasoma, es el resto del abdomen, excepto el primer segmento. Por lo general hay una clara constricción entre el primer segmento y el resto, la «cintura de avispa». El ovipositor es tenue y cilíndrico, y algunas veces muy largo. Los fluidos que lubrican el ovipositor, evolutivamente se modifican en los apócritos para una función adicional agresiva, la de paralizar o matar la presa. En general, las larvas no presentan ojos, patas, ni antenas, pero si las hay, éstas son muy pequeñas, y en general carecen de atributos externos; en las formas más reducidas la cápsula esclerotizada de la cabeza está disminuida a unas pocas bandas sosteniendo las partes bucales, o incluso a sólo un par de mandíbulas. Las larvas de Apocrita se encuentran en sitios ocultos, dentro o sobre el cuerpo de sus víctimas, o en nidos construidos.

Apocrita incluye a las muy conocidas hormigas, abejas y avispas, así como a otros grupos poco conocidos para el común de la gente. Los apócritos son fundamentalmente carnívoros y se alimentan de otros insectos y arañas. Sin embargo, algunos grupos han abandonado esta forma de vida para volver a dietas de origen vegetal, aunque en formas especializadas: las abejas

(Apiformes) se alimentan de polen y néctar; las avispas de las agallas (Cynipidae), forman agallas en robles (*Quercus*) y rosas (*Rosa*), dentro de las cuales se alimentan las larvas. Algunos grupos se alimentan dentro de semillas en desarrollo o tallos herbáceos; algunas hormigas son omnívoras, carroñeras, o fungívoras.

Cerca de un 75% de todas las especies de apócritos son, durante el estadio larval, parasitoides de otros insectos o de arañas, aunque como adultos vivan independientemente como cualquier otro insecto. La hembra pone su huevo o huevos dentro (o por fuera, pero de alguna forma unido) de un huevo, larva, pupa, ninfa, o incluso adulto de una presa en particular, necesaria para el desarrollo de su(s) larva(s). La larva parasitoide, al eclosionar, comienza a devorar a su huésped de varias formas, terminando siempre con la muerte de éste. Cuando alcanza un crecimiento maduro, la larva empupa y finalmente emerge como adulto parasitoide.

La mayor parte de las avispas con aguijón (las hembras en algunos grupos han perdido la habilidad de picar) y muchas hormigas, son depredadoras, si bien algunas son ectoparasitoides. Las especies depredadoras sociales (hormigas y algunas avispas vespidas) cazan y capturan insectos o arañas y los llevan al nido, donde son compartidos por las larvas y adultos de la colonia. Así mismo, abejas sociales (básicamente vegetarianas) distribuyen néctar y polen entre larvas y adultos. Casi todas las avispas solitarias son especialistas: capturan unas pocas clases de insectos o arañas que colocan en celdas pequeñas, sin ofrecer atención directa a las larvas.

Clasificación

Idealmente, la clasificación de un grupo de organismos debería reflejar, de alguna forma, su historia evolutiva. Las últimas décadas han sido testigo del resurgimiento y fortalecimiento del cladismo, una escuela de clasificación que se apoya en el principio de ancestro común para grupos de organismos (Hennig 1968; Schuh 2000). Se busca descubrir y señalar grupos monofiléticos, y a su vez rechazar grupos artificiales (para o polifiléticos). Como se señaló arriba, «Symphyta» se considera un grupo artificial porque los estudios recientes (por ejemplo Vilhelmsen 2001) demuestran que es un grupo parafilético. Por otro lado, muchos estudios (incluso moleculares: Schulmeister *et al.* 2002) sugieren claramente que los apócritos son un grupo de himenópteros monofiléticos, esto es, todos comparten una o más características únicas, no encontradas en otros himenópteros, las cuales aparecieron en su ancestro. Se dice que los taxónomos evolucionistas aceptan los grupos parafiléticos (como la clase «Reptiles»), aunque es ideal que los taxónomos sólo acepten grupos monofiléticos.

Debido a que «Symphyta» ha perdido validez como categoría taxonómica (suborden), tampoco tiene sentido mantener Apocrita como suborden. En este libro «Symphyta» se usa como término informal para referirse a los himenópteros basales (Xyeloidea a Orussoidea, Capítulos 11 a 23) y Apocrita se usa como un término para unificar al resto de himenópteros. El término «Parasítica» también es parafilético (todos los Apocrita excepto Aculeata) y no debe usarse como categoría taxonómica sino como un término informal. Rasnitsyn (1988) ha propuesto dividir el orden en ciertas grandes categorías (Orussomorpha, Vespomorpha, Proctotrupomorpha, Evaniomorpha ...) basándose principalmente en su amplio conocimiento de los himenópteros fósiles. Sin embargo, basta ver algunos de los intentos de dilucidar la filogenia de los grandes grupos de himenópteros (Ronquist *et al.* 1999; Downton y Austin 2001; Schulmeister *et al.* 2002) para entender que aún estamos lejos de obtener una clasificación estable de las «grandes agrupaciones» de himenópteros: el sentido de Proctotrupomorpha de Rasnitsyn no es el mismo, por ejemplo, de Downton y Austin. Por estas razones, es mejor abandonar los subórdenes («Symphyta», «Parasítica» y Apocrita) y las grandes divisiones (-morpha) y usar sólo superfamilias. A pesar de ciertos desacuerdos, las superfamilias se han mantenido relativamente estables a lo largo de la historia del orden.

Los términos microhimenóptero y macrohimenóptero se usan por conveniencia, y de ninguna forma denotan grupos taxonómicos. Los microhimenópteros son principalmente pequeños (usualmente menos de 3 mm de longitud) y con venación muy reducida. Sólo tienen un par de espiráculos sobre el metasoma, o ninguno. Incluyen especies de Chalcidoidea, Cynipoidea, Proctotrupeoidea, Ceraphronoidea, Platygastroidea, y otros pocos más. Los macrohimenópteros son usualmente más grandes, incluyendo las familiares abejas, avispas y hormigas. Tienden a tener numerosas venas y celdas, por lo menos en el ala anterior, y poseen cuatro a siete pares de espiráculos sobre el metasoma. Incluyen especies de Aculeata (Apoidea, Vespoidea, Chrysidoidea) e Ichneumonoidea.

Literatura básica sobre Hymenoptera

Se han escrito relativamente pocas obras generales sobre Hymenoptera. Algunas de esas se listan aquí, debido principalmente a su valor histórico. En cada superfamilia o familia se ofrecen referencias más específicas. Se incluyen algunos libros de entomología con capítulos específicos sobre Hymenoptera.

- **Claves.** Se han publicado claves para agrupaciones de Hymenoptera en Costa Lima (1960, 1962) para Brasil y Delvare y Aberlenc (1989) para África y Sudamérica. Goulet y Huber (1993) es una excelente referencia pues las claves van acompañadas de morfología, glosario y abundantes ilustraciones. Hanson y Gauld (1995) ofrecen un tratamiento de la fauna de Hymenoptera de Costa Rica, muchas de cuyas claves cubren la Región Neotropical o al menos Mesoamérica. En algunos casos se ofrecen también claves para géneros.
- **Biología.** Aspectos de biología pueden encontrarse en Austin y Dowton (2000), Berland y Bernard (1951a, 1951b), Triplehorn y Johnson (2005), Brown (1982), Clausen (1940), Costa Lima (1960, 1962), Daly *et al.* (1978), Gauld y Bolton (1988), Hanson y Gauld (1995), Hölldobler y Wilson (1990), Malyshev (1968), Naumann (1992), Quicke (1997), Richards y Davies (1977), Ross *et al.* (1982). En el Capítulo 5 se ofrece una visión de la biología de los himenópteros.
- **Filogenia.** Los puntos de partida son Königsmann (1976, 1977, 1978a, 1978b) y Rasnitsyn (1980, 1988); Rasnitsyn (1980, 1988) discute los Hymenoptera fósiles. Desde los años 80 se han incrementado dramáticamente los estudios en filogenia del orden, incluyendo análisis moleculares. Algunas pocas referencias son Brothers (1975)—que inició el uso de la cladística— y Brothers y Carpenter (1993), Brothers (1999), Carpenter (1999), Ronquist *et al.* (1999), Vilhelmsen (2001) y Schulmeister *et al.* (2002). El Capítulo 3 presenta una revisión de lo que conocemos acerca de la filogenia del orden.
- **Conservación.** Gauld *et al.* (1990) proveen las bases para la importancia del orden, y abordan el tema de la conservación.
- **Biodiversidad.** Gauld y La Salle (1993) ofrecen aspectos sobre diversidad biológica en grupos de himenópteros.
- **Catálogos.** A pesar de su antigüedad, Dalla Torre (1892 a 1902) es la única referencia de catálogo del orden para todo el mundo. En América se ha publicado el catálogo de la fauna de Norteamérica (Krombein *et al.* 1979). Pagliano y Scaramozzino (1990) publicaron un *checklist* de los casi 17.000 géneros y subgéneros de Hymenoptera del mundo. En el Capítulo 2 listamos los catálogos regionales para el Neotrópico, teniendo en cuenta los diferentes grupos taxonómicos.
- **Boletines informativos.** Se han publicado varios boletines informativos para himenopterólogos interesados en grupos específicos del orden. En general estos boletines cubren todo el orden, excepto Cynipoidea y unos pocos grupos pequeños o raros. El propósito de estos boletines es proveer un foro de comunicación y discusión informal entre profesionales y aficionados en todo el mundo. Desafortunadamente, algunos de ellos no han vuelto a circular, o lo hacen muy esporádicamente. Algunos, como *Notes from Underground*, han renacido en versión electrónica.

Literatura citada

- Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). 2000. *Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Berland, L. y F. Bernard. 1951a. Hyménoptéroïdes (Symphytes et Térébrants), pp. 771-975, en: Grassé P. P. (ed.). *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome X. Insectes supérieurs et hémiptéroïdes (Premier fascicule)*. Masson, Paris, France.
- Berland, L. y F. Bernard. 1951b. Hyménoptéroïdes (Aculéates), pp. 976-276, en: Grassé P. P. (ed.). *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Tome X. Insectes supérieurs et hémiptéroïdes (Fascicule II)*. Masson, Paris, France.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 50(11):483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and Evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-302.
- Brown, W. L. Jr. 1982. Hymenoptera, pp. 652-680, en: Parker, S. P. (ed.). *Synopsis and classification of living organisms*. Vol. 2. McGraw Hill, New York, USA.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-232.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw, New York, USA.
- Costa Lima, A. da. 1960. *Insetos do Brasil. 11º Tomo. Capítulo 30. Hymenópteros 1a Parte*. Série Didáctica 13. Escola Nacional do Agronomia, Rio de Janeiro, Brasil.
- Costa Lima, A. da. 1962. *Insetos do Brasil. 12º Tomo. Capítulo 30. Hymenópteros 2a Parte*. Série Didáctica 13. Escola Nacional do Agronomia, Rio de Janeiro, Brasil.
- Dalla Torre, C. G. de. 1892-1902. *Catalogus hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus*. Guilelmi Englemann, Leipsig, Germany.
- Daly, H. V., J. T. Doyen y P. R. Ehrlich. 1978. Order Hymenoptera (bees, wasps, ants, etc.), pp. 478-502,

- en: *Introduction to insect biology and diversity*. McGraw Hill, New York, USA.
- Delvare, G. y H. P. Aberlenc. 1989. Ordre Hyménoptera, pp. 163-200, en: *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles*. PRIFAS, CIRAD GERDAT, Montpellier, France.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita-evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Fernández, F. 2000. Sistemática y filogenia de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas, pp. 211-231, en: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000 m3m*. Vol. 1. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- Gauld, I. y B. Bolton (eds.). 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford, England.
- Gauld, I. D. y J. La Salle (eds.). 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International Press, Wallingford.
- Gauld, I. D., N. Mark Collins y M. G. Fitton. 1990. The biological significance and conservation of Hymenoptera in Europe. *Nature and Environments Series* 44:1-47.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goulet, H. y J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, publication 1894/E, Ottawa, Canada.
- Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). 1995. *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires, Argentina.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Königsmann, E. 1976. Das phylogenetisches System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.)* 23(4-5):253-279.
- Königsmann, E. 1977. Das phylogenetisches System der Hymenoptera. Teil 2: «Symphyta». *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.)* 24(1-3):1-40.
- Königsmann, E. 1978a. Das phylogenetisches System der Hymenoptera. Teil 3: «Terebrantes» (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.)* 25(1-3):1-55.
- Königsmann, E. 1978b. Das phylogenetisches System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.)* 25(4-5):365-435.
- Kristensen, N. P. 1991. Phylogeny of extant Hexapods, pp. 125-140, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Kristensen, N. P. 1999. Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *Journal of European Entomology* 96(3):131-156.
- Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks. 1979. *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Vols. 1-3. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA.
- Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141-179, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Vol. I, 2nd ed. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Malyshev, S. I. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*. Methuen, London, England.
- Naumann, I. D. 1992. Hymenoptera (wasps, bees, ants, sawflies), pp. 916-1000, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Vol. 2, 2nd ed. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera, pp. 459-474, en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.). *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Volumen monográfico SEA, No. 26.
- Pagliano, G. y P. Scaramozzino. 1990. Elenco dei generi di Hymenoptera del mondo. *Bollettino della Società Entomologica Italiana (Supplemento)* 122:1-210.
- Quicke, D. 1997. *Parasitic Wasps*. Chapman & Hall, Londres.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo instituta. Akademiya nauk SSSR* 174:1-192 (en ruso).
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Richards, O. W. y R. G. Davies. 1977. Hymenoptera (ants, bees, wasps, ichneumon flies, sawflies, etc.), pp. 1175-1279, en: *Imm's general textbook of entomology. Classification and biology*. Vol 2, 10th ed. Chapman & Hall, London, England.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:3-12.
- Ross, H. H., C. A. Ross y J. R. P. Ross. 1982. Hymenoptera, pp. 408-434, en: *A textbook of entomology*. 4th ed. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Schuh, R. 2000. *Biological Systematics*. Cornell University Press, Ithaca.
- Schulmeister, S., W. C. Wheeler y J. M. Carpenter. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18:455-484.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. *Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects*. 7th ed. Thomson-Brooks/Cole, Belmont, CA.
- Vilhelmsen, L. 1997. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Zoological and Systematic Evolutionary Research* 35:49-70.
- Vilhelmsen, L. 2000. Before the wasp-waist: Comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). *Zoomorphology* 119:185-221.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.

CAPÍTULO 2

Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas

F. Fernández

Hymenoptera es uno de los órdenes de insectos más diversos en el mundo. La Región Neotropical es rica en especies de himenópteros, aunque la magnitud de esta riqueza se desconoce.

Se presenta aquí una síntesis del conocimiento en número de familias, subfamilias, géneros y especies por cada una de las superfamilias. La Tabla 2.1 presenta una lista de 21 superfamilias

y 76 familias, que representan 2.520 géneros y unas 24.000 especies descritas para el Neotrópico. También se ofrece información sobre el estado del conocimiento de estos grupos, que incluye monografías, catálogos y guías de identificación.

Es probable que la Región Neotropical posea no menos de 80.000 especies, la mayor parte de ellas sin describir, lo que contrasta con el exiguo número de especialistas dedicados a su estudio.

Introducción

Se considera que las avispas, abejas y hormigas comprenden uno de los grupos más diversos del reino animal: Hymenoptera. Dentro de los insectos, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Diptera constituyen los cuatro órdenes hiperdiversos, y comprenden en conjunto la gran mayoría de seres vivos en el planeta (Gaston 1993; Kristensen 1999). En el caso de los himenópteros no hay consenso entre los autores para definir el número de especies descritas, las cuales van de 115.000 (Triplehorn y Johnson 2005) a 199.000 (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999). Se estiman entre 600.000 y 1.200.000 especies en el mundo (Grimaldi y Engel 2005).

En cuanto al número de familias descritas para el planeta, se reconocen de 79 (Hanson y Gauld 1995) a 99 (Goulet y Huber 1993); en este libro se reconocen 88 (ver Tabla 5.1). La

importancia de los himenópteros está no sólo en su número, sino en las funciones que desempeñan en la naturaleza. La mayor parte de éstas especies son parasitoideas y atacan un número igualmente grande de artrópodos, entre los que se cuentan otros insectos. Muchas especies de importancia ecológica y económica están reguladas por estas avispas. La polinización de muchas plantas con flores depende de las abejas y otros himenópteros. Las hormigas son insectos dominantes en los ecosistemas tropicales, en los que influyen la estructura y dinámica de suelos y árboles. Dentro del orden han surgido formas sociales varias veces, de modo que se pueden encontrar en él diversos casos de sociabilidad y parasitismo (Gauld y Bolton 1988). Algunos grupos de himenópteros se utilizan o proponen en estudios biogeográficos, y de conservación y monitoreo (por ejemplo Brown 1991; Perfecto *et al.* 1997).

Estudios en diferentes campos de la biología colocan a los himenópteros como un grupo monofilético y de larga

historia, con fósiles conocidos desde el Triásico (Rasnysin 1988). Apenas modificada durante largo tiempo, la clasificación superior del grupo (subórdenes y superfamilias) está sufriendo importantes cambios gracias —sobre todo— a la cladística y la biología molecular. No existen acuerdos firmes sobre la clasificación de las categorías superiores, y el estatus de muchos grupos importantes es aún incierto (Whitfield 1998).

Familias de gran importancia como hormigas, abejas, esfécidos y avispas papeleras se conocen relativamente bien desde el punto de vista sistemático. Sin embargo, es muy pobre el conocimiento que se tiene acerca de muchas de las familias (como muchos grupos de microhimenópteros), lo que va en relación inversa con su riqueza e importancia. El panorama se complica ante la gradual e inevitable extinción de taxónomos de estos insectos, únicas personas que podrían ofrecer bases sólidas para estudios de otra naturaleza.

En este capítulo se ofrece un vistazo al conocimiento en sistemática y biología de los himenópteros, con énfasis en la Región Neotropical.

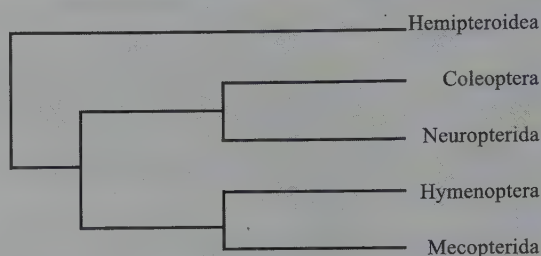
Monofilia de Hymenoptera

Desde hace mucho tiempo se ha considerado que avispas, abejas y hormigas comprenden un grupo separado de los demás insectos; el mismo nombre del orden alude a los hámulos que permiten unir las alas anteriores con las posteriores para un vuelo sincronizado (Goulet y Huber 1993). Este carácter es autoapomórfico para el orden, y prueba de su monofilia, pues no se conoce en otros insectos (Königsman 1978). Secundariamente, se han propuesto otros atributos basados en la estructura del aparato bucal, venación y genitalia (Königsman 1978). En los últimos años la reinterpretación de caracteres, la morfología externa comparada, la anatomía interna y la paleontología, han arrojado un buen número de caracteres como potenciales apomorfias para el orden (Vilhelmsen 1997b). La haplodiploidía no ha sido verificada en algunos grupos menores y es convergente pues se conoce en otros invertebrados (Wilson 1971; Crozier 1977). En el Capítulo 3 se resumen las propuestas en filogenia de las grandes divisiones de Hymenoptera (véase Ronquist 1999a).

Ubicación de Hymenoptera dentro de Insecta

Los insectos son un grupo monofilético (Kristensen 1991) dentro de los artrópodos. La filogenia interna de la clase dista de ser estable, aunque se acepta que los insectos holo-

Figura 2.1 Ubicación de Hymenoptera dentro de los insectos holometábolos.



metábolos conforman un grupo monofilético dentro de los insectos (Kristensen 1991, 1999), gracias a la existencia de formas inmaduras (larvas) muy distintas de los adultos. La Figura 2.1 muestra una propuesta de filogenia dentro de la superclase Hexapoda, de acuerdo con las ideas de Kristensen (1991). Dentro de Endopterygota (Holometabola) se reconocen dos grandes linajes: el neuroptero-coleopteroide y el himenoptero-mecopteroide; el primero de éstos comprende órdenes como coleópteros y rafidiópteros y el segundo himenópteros, mecópteros, pulgas, moscas, mariposas y tricópteros. En el grupo de los himenoptero-mecopteroideos Hymenoptera aparece basalmente, como grupo hermano del Mecopterida (Mecoptera a Lepidoptera, Figura 2.1)

Estudios de biología en Hymenoptera

Hymenoptera es un orden extensamente estudiado en varios aspectos de su biología. Algunos asuntos de interés son: morfología del limpiador de antena y placas sensibles (Basiyuk y Quicke 1995, 1999), cabeza (Vilhelmsen 1997a), mesosoma y músculos asociados (Gibson 1985, 1993; Whitfield *et al.* 1989; Heraty *et al.* 1994), espiráculos (Tonapi 1958a, b, c, d), mesocoxas (Johnson 1988), ovipositor (Quicke *et al.* 1994), esperma (Quicke *et al.* 1992, 1994), formas inmaduras (Evans 1987). Godfray (1994) y Quicke (1997) revisan la extensa literatura en biología de parasitoides. Stolz y Whitfield (1992) revisan el interesante tema de virus y entidades viroidales asociadas; Quicke *et al.* (1999) presentan recomendaciones relativas a la preservación de especímenes para estudios en morfología y biología molecular. Eady (1968), Harris (1979), Gauld y Bolton (1988), Goulet y Huber (1993) y Hanson y Gauld (1995) ofrecen términos, definiciones, glosarios o ilustraciones útiles para la morfología y biología básicas en el orden. La Salle y Gauld (1991, 1993) presentan diversos acercamientos al estudio de los himenópteros en la perspectiva de la diversidad biológica y su conservación. Godfray (1994) y Quicke (1997) ofre-

cen revisiones en la biología de parasitoides, Hölldobler y Wilson (1990) en biología de hormigas y Roubik (1989) en historia natural de las abejas de los trópicos. Aspectos generales de la biología de himenópteros se ofrecen en el Capítulo 5.

Sistemática de los grandes grupos con énfasis en la Región Neotropical

La sistemática por encima de familias dista de ser estable. Durante mucho tiempo se aceptaron tres grandes grupos: «Symphyta» (avispa sierra), «Parasitica» (avispa parasitoidea) y aculeados (Aculeata). Sin embargo, de estos tres grupos al parecer solamente el último es monofilético (Brothers 1975; Brothers y Carpenter 1993), y los otros son parafiléticos. Recientes estudios filogenéticos proponen arreglos diferentes (Brothers y Carpenter 1993; Vilhelmsen 1997b; Whitfield 1998; Brothers 1999; Carpenter 1999) con un sistema de relaciones genealógicas internas diferente a los tradicionales. Las superfamilias presentan un mayor grado de estabilidad —y aún más las familias— lo que permite que en varios casos las disputas sean sobre el nivel de jerarquía y no sobre su estado natural (por ejemplo una sola familia, Apidae, o varias, para agrupar todas las abejas). El descubrimiento de nuevos caracteres (especialmente internos), la reinterpretación de algunos caracteres externos, y el uso de técnicas moleculares parecen abrir nuevas perspectivas en el estudio del origen, evolución, filogenia y clasificación de las familias de Hymenoptera (Capítulo 3).

La Región Neotropical posee una fauna grande y rica en formas autóctonas de himenópteros (Hanson y Gauld 1995) pero muy poco sabemos de su historia, biología y sistemática. Tampoco se sabe con exactitud cuantas especies han sido descritas, ni se han realizado estimaciones.

Costa Rica ha sido objeto de intensos muestreos en su himenopterofauna (Hanson y Gauld 1995), y se calculan 17.000 especies para este orden (Gaston *et al.* 1996). Esto confiere al país centroamericano una gran riqueza, pues con un área muy pequeña tendría prácticamente el mismo número de especies que toda la Región Neártica (Canadá, EEUU y norte de México), con 16.500 especies conocidas. Aún así, en Costa Rica muchos grupos de himenópteros permanecen desconocidos o lo son escasamente (Gaston *et al.* 1996). La información procedente de ese país sugiere que la Región Neotropical debe poseer un número enorme de himenópteros, algo así como 80.000 especies, por lo menos con un 80% sin describir. Como ejemplo, Townes y Townes (1966) catalogan unas 1.800 especies de Ichneumonidae para el Neotrópico, y proponen 20.000 especies para la región.

Hasta la fecha no existen manuales de identificación para la fauna neotropical. El libro editado por Hanson y Gauld (1995) es una buena herramienta para la fauna mesoamericana (y un

poco para la fauna del norte de Sudamérica), pero de poca ayuda para la fauna temperada y caribeña neotropical.

Las familias que poseen claves, por lo menos a nivel de género, que cubren toda la Región Neotropical son Argidae, Pergidae, Xiphydriidae, Orussidae, Braconidae, Evanidae, Ceraphronidae, Megaspilidae, Cynipidae, Ibalidae, Liopteridae, Eucolilidae, Megalyridae, Leucospidae, Chalcididae, Encyrtidae, Mymaridae, Heloridae, Platygasteridae, Proctotrupidae, Scelionidae, Bethyidae, Dryinidae, Chrysidae, Rhopalosomatidae, Scolidae, Tiphidae y Vespidae. En Goulet y Huber (1993) y Hanson y Gauld (1995) se encuentran las referencias bibliográficas para la identificación de los géneros de estas familias, o se proponen claves para géneros de algunas familias de tamaño pequeño. En lo referente a claves modernas para géneros, las familias que no están relacionadas en esas dos publicaciones son: Stephanidae (Aguar 1998), Plumariidae (Roig-Alsina 1994), Embolemidae (Olm 1995b), Scolobythidae (Azevedo 1999), Sphecidae *s. l.* (Menke y Fernández 1996), abejas (Michener *et al.* 1994; Michener 2000), hormigas (Bolton 1994; Fernández 2003), Braconidae (Wharton *et al.* 1997), Eucharitidae (Heraty 2002), Evanidae (Deans y Huben 2003) y Trigonalidae (Carmean y Kimsey 1998).

Existen catálogos para la mayoría de grupos de himenópteros que cubren total o parcialmente la Región Neotropical. Gran parte de éstos catálogos proceden del siglo XIX, o de comienzos del XX, por lo cual no solamente están desactualizados sino que generalmente son inaccesibles. Catálogos recientes que cubran a la Región Neotropical son los de «Symphyta» (Smith 1978), Trigonalidae (Weinstein y Austin 1991), Chalcidoidea (De Santis 1979, 1983, 1989; De Santis y Fidalgo 1994), Proctotrupeoidea (Jonhson 1992), Platygasteridae (Vlug 1995), Ichneumonoidea (Yu *et al.* 2005; Ichneumonidae: Townes y Townes 1966), Chrysidae (Kimsey y Bohart 1990), Sphecidae *s. l.* (Bohart y Menke 1976; Amarante 2002), Formicidae (Kemp 1972; Brandão 1991; Bolton 1995) y Mutillidae (Nonveiller 1990). En superfamilias importantes como Cynipoidea o Evanioidea no existen catálogos para la Región Neotropical. Pagliano y Scaramozzino (1990) ofrecen el listado sinónimo de los 17.000 géneros y subgéneros de himenópteros fósiles y vivientes del mundo.

Xyeloidea

Considerado el grupo más basal dentro de Hymenoptera, conocido desde el Triásico medio, hace más de 200 millones de años (Rasnitsin 1988). Especies fitófagas. Vilhelmsen (1997b, 2001) estudia la monofilia y relaciones del grupo. Una sola familia, Xyelidae, holártica, con sólo un género y una especie en la Región Neotropical, asociada a *Pinus* spp. (Smith 1988).

Tenthredinoidea

La superfamilia más numerosa de los tradicionales «Symphyta». Aunque se considera monofilética, las relaciones internas y monofilia de las familias son inciertas (Vilhelmsen 1997b, 1999, 2001). Grupo conocido desde el Cretáceo, con 6 familias y alrededor de 7.000 especies descritas en el mundo. Todas sus formas recurren a fuentes de alimentación de origen vegetal (Smith 1993). Argidae es una familia bien representada en los trópicos, con alrededor de 400 especies revisadas por Smith (1992). Cimbicidae es una familia de zonas templadas con menos de 10 especies neotropicales (Smith 1988). Diprionidae, grupo de climas fríos (donde es plaga de algunas plantas), con menos de 15 especies neotropicales (Smith 1988). Pergidae, al igual que Argidae, es un taxón importante en los trópicos y posee cerca de 300 especies neotropicales (Smith 1990). Tenthredinidae es la familia más grande y común en la región, con alrededor de 400 especies (Smith 2003a, 2003b y comunicación personal; Vilhelmsen y Smith 2002).

Pamphilioidea

Superfamilia monofilética, principalmente holártica, con apenas 4 especies conocidas para la región, asociadas a *Pinus* spp. y agrupadas en la familia Pamphiliidae (Smith 1988).

Cephoidea

Superfamilia monotípica y holártica, con sólo una especie entrando en la Región Neotropical (Smith 1988).

Siricoidea

Probablemente esta es una superfamilia polifilética, con diversos puntos de vista sobre sus límites y relaciones internas (Hanson y Gauld 1995; Vilhelmsen 1997b, 2001; Schulmeister *et al.* 2002). Es un grupo principalmente holártico, con una decena de especies en la familia Siricidae. Schulmeister *et al.* (2002) proponen en esta superfamilia a Siricidae y Anaxyelidae.

Xiphydriidea

Familia monotípica sugerida por Vilhelmsen (2001) y creada por Schulmeister *et al.* (2002) a partir de sus estudios en los himenópteros basales. Smith (1988) reconoce 17 especies

de Xiphydriidae para la Región Neotropical y recientemente Smith (2004) describe una especie de Colombia y Ecuador.

Orussoidea

Superfamilia monofilética y monotípica. Se considera el grupo hermano de Apocrita (Whitfield 1998; Vilhelmsen 2001; Schulmeister *et al.* 2002). Probablemente en el ancestro común de Orussoidea y Apocrita surgió la depredación o el parasitoidismo, partiendo de ancestros fitófagos. Este hecho, sucedido quizás en la transición entre el Triásico y el Jurásico, es el responsable de la enorme expansión de especies y formas de vida desde entonces —y sobretodo en el Terciario—. Aparentemente, estos himenópteros fueron ectoparásitos de insectos de la madera, comportamiento que se considera generalizado en Apocrita (Hanson y Gauld 1995). Orussidae es una familia cuyas larvas atacan coleópteros y otros himenópteros (Smith 1993). Las avispas de esta familia son colectadas con muy poca frecuencia. Se conocen 13 especies en la región, revisadas en Smith (1988), Vilhelmsen y Smith (2002).

Stephanoidea

Superfamilia monofilética y monotípica. Se ha considerado la familia más basal dentro de Apocrita (por ejemplo Vilhelmsen 2001) pero estudios recientes (Dowton y Austin 2001; Schulmeister *et al.* 2002) la colocan en posición menos basal. Ectoparásitos de coleópteros de la madera. Grupo aparentemente más común en épocas pasadas, actualmente más conocida del Hemisferio Sur. La vieja revisión de Elliot (1922) registra menos de 30 especies, número que puede ser inferior al real, pues Aguiar (1998) lista 26 especies en el género *Hemistephanus* para Sudamérica y, además, Aguiar (2004) describe nuevas especies para este. Dicho autor reconoce 3 géneros neotropicales.

Trigonaliidea

Superfamilia monofilética y monotípica. Por su biología y morfología es uno de los grupos más enigmáticos del orden; todavía no hay acuerdo sobre su posición en la filogenia de Hymenoptera (Whitfield 1998). Presentan diversos grados de parasitoidismo y huéspedes primarios y secundarios (Weinstein y Austin 1991). Carmean y Kimsey (1998) estudian la filogenia interna del grupo y presentan claves para los géneros. Weinstein y Austin (1991) revisan la biología y ofrecen el catálogo de las especies descritas.

Ichneumonoidea

Se ha propuesto que Ichneumonoidea y Aculeata (Vespo-morpha) son grupos hermanos, que forman a su vez un grupo monofilético dentro de Hymenoptera (Rasnitsin 1988; Sharkey y Wahl 1992; Whitfield 1998; Quicke *et al.* 1999; Ronquist *et al.* 1999). Sin embargo, Dowton y Austin (2001) sugieren que Aculeata puede ser el grupo más basal de Apocrita. A su vez, Sharkey y Wahl (1992) presentan la monofilia de Ichneumonoidea y reducen el número de familias a dos: Braconidae e Ichneumonidae. Este es un taxón enorme, con alrededor de 100.000 especies estimadas en el mundo. Las avispas en este grupo presentan gran variación en formas de parasitoidismo, con ectoparásitos, endoparásitos, idiobiontes y cenobiontes (Godfray 1994). Igualmente, se conoce su asociación con virus para diezmar las defensas de sus víctimas (Whitfield 1992; Stoltz y Whitfield 1992).

Ichneumonidae es una familia monofilética con 60.000 especies calculadas (Sharkey y Wahl 1992; Hanson y Gauld 1995). A pesar de su tamaño, ha sido objeto de una serie de revisiones por parte de Townes (1969, 1970a, b) quien caracteriza gran parte de los géneros. Wahl (en Goulet y Huber 1993) presenta claves para las subfamilias. Townes y Townes (1966) ofrecen un catálogo para las especies neotropicales, y Yu y Horstmann (1997a, b) y Yu *et al.* (2005) ofrecen el catálogo más actualizado para todo el mundo, incluyendo museos depositarios. Se han descrito 420 géneros y alrededor de 3.137 especies para la región (Palacio, comunicación personal).

Braconidae, con alrededor de 40.000 especies estimadas para el mundo, ocupa el segundo lugar en número de especies. Familia monofilética con hábitos tan diversos como Ichneumonidae, y de gran importancia económica. Wharton *et al.* (1997) ofrecen una guía de identificación (también publicada en español) para las subfamilias y géneros de América. Se han descrito alrededor de 1.500 especies para la región (Yu *et al.* 2005).

Aculeata

Este es un grupo monofilético, compuesto por tres superfamilias monofiléticas (Chrysidoidea, Apoidea y Vespoidea). Brothers (1975), Brothers y Carpenter (1993) y Brothers (1999) estudian la filogenia de Aculeata.

Chrysidoidea

La superfamilia más basal de Aculeata. Su filogenia ha sido estudiada en Carpenter (1986a, 1999) y Brothers y Carpenter

(1993). Chrysidoidea comprende siete familias monofiléticas con algo más de 1.000 especies para la región. Plumariidae es el grupo basal dentro de la superfamilia, con distribución gondwánica y alrededor de 18 especies en el Neotrópico. Claves en Roig-Alsina (1994). Scolebythidae es una pequeña familia descrita para el Neotrópico y Australia con dos géneros y tres especies en el Neotrópico (Azevedo 1999). Bethyliidae es la familia más grande de la superfamilia, con más de 3.000 especies en el mundo. Formas ectoparásitas de coleópteros, microlepidópteros y avispas esfécidas. Se conocen menos de 500 especies para la Región Neotropical (Evans 1964). La segunda familia en número de especies es Chrysididae («avispa cuclillo»), con cerca de 300 especies en la región. Formas ectoparásitas de «sínfitos», fásquidos y de himenópteros nidificadores. Se conocen alrededor de 280 especies para la Región Neotropical; Kimsey y Bohart (1990) ofrecen una síntesis de su biología y sistemática, y un listado de especies para todo el mundo. Sclerogibbidae es una pequeña familia, muy poco coleccionada en la región. Hasta donde se sabe, son parasitoides de Embiidina, con apenas dos especies neotropicales (Richards 1939; Argaman 1988; Fernández *et al.* 1996). Dryinidae es una familia que se ha especializado en atacar «homópteros» auquenorrincos (Cicadelloidea, Fulgoroidea y algunos Membracoidea), con formas endoparásitas y ectoparásitas. Alrededor de 430 especies descritas para la región, cuya biología es revisada por Olmi (en Hanson y Gauld 1995). Especies del mundo revisadas en Olmi (1984, 1986, 1989, 1993a, b, 1995a). Guglielmino y Olmi (1997) ofrecen el catálogo de drínidos y sus hospederos en el mundo. Embolemidae es una familia rara, de biología inexplorada, con cinco especies para la región, revisadas en Olmi (1995b).

Apoidea

Esta superfamilia es el grupo hermano de Vespoidea (Brothers y Carpenter 1993). Grupo monofilético, cuyas relaciones internas explora Alexander (1992). Comprende dos divisiones, esfeciformes y apiformes. Se considera que las abejas son «esfécidos modificados» (Hanson y Gauld 1995). Los esfeciformes han sido agrupados en una sola familia (Bohart y Menke 1976) o en varias (Goulet y Huber 1993); actualmente se asume como grupo parafilético (Alexander 1992). Siguiendo a Melo (1999) y Amarante (2002) se aceptan dos familias: Sphecidae (incluyendo Ampulicidae) y Crabronidae. Estas dos familias comprenden una gran variedad de formas solitarias, comunales y un género eusocial con hábitos variados de caza y nidificación. Alrededor de 1.700 especies para el Neotrópico. Claves para géneros (en español e inglés) y literatura de identificación en Menke y Fernández (1996).

Roig-Alsina y Michener (1993) y Alexander y Michener (1995) exploran la filogenia de las abejas de lengua larga y corta, respectivamente. Las conclusiones de estos autores se siguen aquí, aceptando 5 familias para la Región Neotropical: Colletidae (442 especies), Andrenidae (incluyendo Oxaeidae, 238 especies), Halictidae (alrededor de 800 especies), Megachilidae (incluyendo Fidelidae, alrededor de 350 especies) y Apidae (incluyendo Anthophoridae, alrededor de 1.500 especies).

Biología, filogenia y sistemática de todas las abejas del mundo se encuentran en Michener (2000), quien incluye claves para todas las categorías supraespecíficas. Michener *et al.* (1994) ofrecen claves y guía de identificación (en inglés y español) para las abejas de Norte y Centroamérica. Moure y Hurd (1987) ofrecen el catálogo de los Halictidae del Hemisferio Occidental.

Vespoidea

A pesar de su tamaño e importancia, no hay sólidas autoapomorfias para Vespoidea (Brothers y Carpenter 1993), lo cual no impide su consideración como grupo monofilético. Grupo de gran riqueza en formas de vida y biología, con formas eusociales (biología en Gauld y Bolton 1988; Hanson y Gauld 1995). Comprende diez familias y alrededor de 6.000 especies para la región. Sierolomorphidae es el grupo basal en la superfamilia (biología desconocida) con unas pocas especies en Mesoamérica (Evans 1963). Rhopalosomatidae comprende formas parasitoides de grillos con alrededor de 20 especies para la región (Townes 1977a).

Bradynobaenidae es un grupo muy poco estudiado, con menos de 15 especies descritas (Genise 1986; Quintero y Rodríguez 1990). Las hormigas comprenden un grupo monofilético con 25 subfamilias cuyas relaciones internas estudian Baroni *et al.* (1992) y Grimaldi *et al.* (1997); las casi 3.000 especies de la región están en el catálogo de Kempf (1972) actualizado por Brandão (1991). Catálogo mundial en Bolton (1995, 2003), claves para los géneros del mundo en Bolton (1994) y claves para los géneros neotropicales en Fernández (2003). Hölldobler y Wilson (1990) ofrecen una síntesis de la biología del grupo.

Vespidae comprende las avispas «alfareras», las euméninas, y las «papeleras» con formas sociales. Familia monofilética, así como cada una de sus subfamilias (Carpenter 1982). Claves para géneros de Masarinae en Richards (1962) y Carpenter (1989); Eumeninae (Carpenter y Garcete 2002) y Polistinae (Richards 1978). Alrededor de 1.400 especies para la región. Scoliidae es una pequeña familia de avispas que atacan larvas de lamelicornios, con una veintena de especies neotropicales (Bradley 1945). Tiphiidae comprende avispas ectoparásitas de insectos del suelo. Kimsey (1991)

estudia la filogenia de las subfamilias. La subfamilia más grande en el Neotrópico es Thynninae, de la cual se desconoce el número de especies (Kimsey 1992). Las avispas cazadoras de arañas constituyen la familia monofilética Pompilidae, grupo con alrededor de 800 especies en la región. Shimizu (1994) explora la filogenia interna de la familia. A pesar de algunos trabajos básicos (Banks 1946, 1947; Evans 1966) esta familia está muy mal estudiada para Sudamérica. Mutillidae comprende las «avispa afelpadas» con alrededor de 1.500 especies para la región (Nonveiller 1990). Hembras muy conspicuas y bien armadas para el ataque a nidos de otros himenópteros. No existen claves para los géneros de la región. Sapygidae, avispas parasitoideas de otros himenópteros, es una familia pobremente conocida (Pate 1947).

Cynipoidea

Aunque esta superfamilia es monofilética, sus relaciones internas y su ubicación dentro de la filogenia de Hymenoptera constituyen un tema con diversas interpretaciones. Comprende formas parasitoides, formadoras de agallas e inquilinas (Hanson y Gauld 1995). Las propuestas de clasificación de altas categorías en la superfamilia presentan diferentes puntos de vista, de acuerdo con las propuestas de Fergusson (1995) y Ronquist (1995a, 1999b). Aquí se sigue provisionalmente el esquema de este último autor. Ibañidae comprende el género *Ibania*, parasitoide de Siricidae y Anaxyelidae, con una especie registrada en el Neotrópico. Su filogenia y otros aspectos se tratan en Norlander *et al.* (1996). Liopteridae es un grupo relativamente basal que ataca insectos de la madera, con unas 60 especies para la región (Ronquist 1995a). Figitidae es una familia grande, con parasitoides de dípteros y otros grupos y más de 300 especies descritas (Weld 1952). Esta familia comprende Eucoilinae, una subfamilia con gran diversidad de géneros y especies en la región, muy pobremente estudiados (Fontal-Cazalla 2002). En la familia Cynipidae se encuentran las formas agallíferas e inquilinas, aunque este grupo es más común en las regiones frías amfitropicales. Cynipoidea es uno de los grupos menos conocidos para los trópicos y — hasta la fecha — la única fuente de información es Weld (1952). Isidoro *et al.* (1999) estudian la diversidad y función de las glándulas antenales en machos de esta superfamilia.

Proctotrupoidea

Como lo señala Masner (en Hanson y Gauld 1995), este es un grupo polifilético o parafilético que ha sido usado para acomodar varios grupos disímiles de avispas (Naumann y Masner

1985; Ronquist *et al.* 1999). Las familias en que se divide podrían tener poco que ver entre sí. De estas, cinco han sido registradas para la región. Monomachidae (diez especies, parasitoides de moscas), Heloridae (dos, endoparásitas de Chrysopidae) y Pelecinidae (dos, atacan larvas de lamelicornios) son pequeñas familias de biología y sistemática poco conocidas. Proctotrupidae (100 especies) comprende formas endoparásitas cenobiontes de larvas de Coleoptera y Diptera, revisadas en Townes y Townes (1981). Diapriidae es la familia más grande de esta superfamilia, con más de 200 especies descritas para la región. Masner y García (2002) presentan claves para los géneros de Diapriinae. Además de las especies endoparásitas de otros insectos, existen numerosas formas asociadas a hormigas, algunas miméticas de estas. Johnson (1992) presenta el catálogo de los Proctotrupoidea del mundo.

Platygastroidea

Esta superfamilia, aparentemente monofilética, fue extraída de Proctotrupoidea (Masner en Hanson y Gauld 1995) para comprender actualmente sólo dos familias. Para Gibson (1986, 1999) y Ronquist *et al.* (1999) Platygastroidea es grupo hermano de Chalcidoidea + Mymarommatoidea. Para Scelionidae (334 especies), endoparásito de huevos de insectos, Masner (1976b, 1980) ofrece claves para los géneros; Masner y Huggert (1989) tratan la mayoría de géneros de Platygastridae (alrededor de 120 especies), familia de endoparásitos de huevos y formas inmaduras de otros insectos. Vlug (1995) ofrece el catálogo de Platygastridae del mundo.

Mymarommatoidea

Superfamilia monotípica de biología desconocida. Un género y unas pocas especies descritas, de morfología enigmática (Goulet y Huber 1993). Se considera el grupo hermano de Chalcidoidea (Gibson 1986; Gibson *et al.* 1999).

Chalcidoidea

Superfamilia monofilética. Grupo muy grande (la mayor parte de pequeño tamaño), con alrededor de 20.000 especies para el mundo. Se han propuesto muchos arreglos para la sistemática de familias en el grupo, lo cual ha creado numerosas clasificaciones (Bouček 1988). Goulet y Huber (1993) presentan una propuesta intermedia con 21 familias, aunque la definición de los límites de las familias requiere un estudio más detenido. Se acepta que varias familias son artificiales (como Pteromalidae) y probablemente el número real de éstas sea inferior

al aceptado actualmente. Tan compleja como su filogenia es su biología, con un amplio espectro de formas de vida, con formas idio y cenobiontes, endo y ectoparásitas —que atacan muchos grupos de insectos y arácnidos— y con parasitismo, hiperparasitismo y poliembrionia (Godfray 1994; Quicke 1997). Algunos son parasitoides especializados (como los Eucharitidae que atacan hormigas), otros son polinizadores obligados (como los Agaonidae en Moráceas), atacan huevos (Mymaridae), aunque la gran mayoría son parasitoides de larvas y/o pupas de pequeños insectos que se alimentan de plantas (como algunos Pteromalidae). Algunos grupos han sido revisados y existen claves por lo menos hasta el nivel de género en Chalcidoidea, Leucospidae, Encyrtidae, Ormyridae, Eucharitidae, Elasmidae (Eulophidae), Eupelmidae, Trichogrammatidae y Mymaridae (Bouček 1974, 1992; Gibson 1989, 1995; Heraty 2002; Yoshimoto 1990). John Noyes ofrece una completa base de datos (Universal Chalcidoidea Database) en la página del departamento de entomología del Museo de Historia Natural de Londres (<http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html>).

Megalyroidea

Superfamilia monotípica y monofilética. Esta es una familia de distribución «gondwánica» cuyas relaciones filogenéticas con el resto de Hymenoptera no están claras (Shaw 1990). Se sabe que atacan coleópteros e himenópteros de la familia Sphecidae, y están representados por tres géneros monotípicos en Chile y Brasil (Shaw 1990). Recientemente Shaw (2003) describe una especie de Colombia, el registro más al norte de esta superfamilia.

Ceraphronoidea

Superfamilia monofilética dividida en dos familias. Como Platygastroidea, estas dos familias hacían parte de Proctotrupoidea *s. l.* hasta que fueron separadas como grupo aparte (Masner y Dessart 1967). Sus especies atacan diversos órdenes de insectos. Dessart y Cancemi (1986) ofrecen una sinopsis y claves de los géneros de las familias Megaspilidae y Ceraphronidae.

Evanioidea

No hay certeza sobre la monofilia de esta superfamilia, ni están claras las relaciones entre sus tres familias componentes (Dowton *et al.* 1997). Los Aulacidae son endoparasitoides cenobiontes de insectos de la madera, con unas 50 especies para la región, actualmente en proceso de revisión por

Síntesis y perspectivas

Monografías y posibilidades de identificación

La información resumida en la Tabla 2.1 permite deducir la magnitud de monografías, revisiones o sinopsis que facilitan la identificación de himenópteros neotropicales hasta los niveles de género o especie. En lo posible se citan referencias recientes, desde mitad del siglo XX. De las 76 familias relacionadas en la tabla, es posible la identificación a nivel de género en 64, lo cual representa un 84.2%; en otras 5 (un 6.6%) se puede llegar al nivel de género en por lo menos la mitad de las subfamilias. Esto deja 7 familias (un 9.2%), en un punto en el que ya no es posible la identificación a niveles inferiores al de subfamilia.

Mediante literatura es posible la identificación a nivel de especie en 31 familias (41%), mientras que en otras 31 familias (41%), es posible sólo en algunos grupos; el restante número de familias no posee literatura apropiada para este nivel de identificación.

El grupo mejor estudiado es el de las avispas sierra («Symphyta»), pues las revisiones de D. Smith cubren todos los taxones neotropicales hasta el nivel de especie; actualmente Smith está revisando la última y más grande familia, Tenthredinidae (Smith 2003a, 2003b y en preparación). Stephanoidea está en revisión, mientras que en Trigonalioidea sólo es posible llegar a nivel de género.

En la gigantesca superfamilia Ichneumonoidea es posible la identificación de géneros en todas las subfamilias de Braconidae y en algunas de Ichneumonidae. La identificación hasta el nivel de especie es posible en reducidos grupos, pues la vasta mayoría de taxones en esta superfamilia están sin estudiar: muchos ejemplares coleccionados corresponden a especies sin describir.

En las superfamilias de Aculeata (Vespomorpha), es factible la identificación a nivel de género en todas las familias excepto Mutillidae, donde sólo existen claves regionales para Panamá, Guyana y Argentina. Por su tamaño (alrededor de 1.500 especies) ésta es una familia para la que se precisa un trabajo de revisión a nivel de género. Aunque existen algunas monografías parciales para Pompilidae, ésta es otra familia urgida de claves integrales que cubran toda la Región Neotropical. Numerosos géneros en este grupo han sido revisados (o están en revisión) especialmente en hormigas, vespidos, abejas, esfécidos y pompílicos.

Cynipoidea es la superfamilia más desconocida de todo el orden. No sólo filogenéticamente su posición es incierta, sino que se carece de consenso en los límites de sus familias y subfamilias. El trabajo de Weld (1952) está decididamente desfa-

sado, y las claves para el grupo más grande en los trópicos (Eucoilidae o Eucoilini) son muy difíciles de usar. Se necesita un análisis filogenético en este grupo para definir los géneros y proveer una clave moderna.

Proctotrupeoidea es un grupo relativamente mejor conocido, con tres familias restringidas y dos cosmopolitas presentes en la región. En una de éstas, Proctotrupidae, existe una monografía que permite identificación a nivel de especie. En la otra, Diapriidae, Masner y García (2002) recientemente publicaron la revisión genérica de la subfamilia Diapriinae, la más común en América tropical. La mayor parte de los géneros está sin revisar.

En Platygastroidea es posible la identificación a nivel de género en Scelionidae y gran parte de Platygastriidae, aunque en el primer caso pueden existir varios géneros sin descripción. Los géneros revisados son escasos para la región.

Mymarommatidae, aunque pequeño (un solo género viviente) es un grupo enigmático, con apenas uno o dos hallazgos para la región.

Chalcidoidea presenta el gran problema de la definición interna de sus familias, y es un taxón con grupos bien estudiados (por ejemplo Leucospidae o Eupelmidae) o pobremente definidos y revisados (por ejemplo Pteromalidae y Aphelinidae). Aunque es posible llegar a nivel de género en varios grupos importantes, el tamaño de muchas de estas avispas y la escasez de monografías dificultan la identificación a nivel de especie.

Megalyroidea es un grupo muy pequeño, con sus pocas especies neotropicales revisadas recientemente.

Ceraphronoidea es otra de las superfamilias poco estudiadas. Aunque es posible la identificación a género, la taxonomía de las especies neotropicales es un campo totalmente virgen.

Evanoidea es un grupo poco estudiado filogenética y taxonómicamente. Es factible la identificación a nivel de género (pues son pocos los reconocidos), pero, excepto por Aulacidae (que está en revisión), la identificación a nivel de especie es prácticamente imposible.

Catálogos

No existen catálogos modernos para la fauna neotropical de himenópteros, y la información que se puede obtener de los viejos catálogos mundiales es obsoleta.

Pagliano y Scaramozzino (1990) presentan un listado sinónimo de los 17.000 géneros y subgéneros de Hymenoptera descritos hasta esa fecha, incluyendo fósiles. Abe y Smith (1991) presentan un catálogo para todas las categorías supraespecíficas de «Symphyta» del mundo; Weinstein y Austin (1991) presentan un catálogo abreviado para las especies de Trigonalidae del mundo; Smith (2001) ofrece un catálogo para las especies de Aulacidae del mundo; Townes y Townes (1966) y Yu y Horstmann (1997a,b) presentan,

respectivamente, catálogos para los Ichneumonidae del Neotrópico y del mundo, mientras que Yu *et al.* (2005) presentan uno para los Ichneumonoidea del mundo; Gordh y Moczar (1990) ofrecen el catálogo de los Bethyidae del mundo; en Kimsey y Bohart (1990) se puede extraer el listado de especies de Chrysididae del mundo; el tratado de Sphecidae de Bohart y Menke (1976) incluye listados de especies para todo el mundo, así como el listado sinonímico de todas las categorías por encima de especie; Moure y Hurd (1987) ofrecen el catálogo de los Halictidae del Hemisferio Occidental. Existe el catálogo abreviado para las hormigas neotropicales (Kempff 1972; Brandão 1991) y el catálogo para las especies del mundo (Bolton 1995). Johnson (1992) y Vlug (1995) ofrecen el catálogo de los Proctotrupoidea y Platygastroides del mundo. De Santis (1979, 1983, 1989) y De Santis e Hidalgo (1994 y en preparación) publicaron el catálogo (y suplementos) de los Chalcidoidea de América al sur de los EEUU. De Santis (1980) publicó también un catálogo para los «Parasítica y Chrysididae» de Brasil.

Superfamilias y familias altamente diversas

Las superfamilias más diversas en la región (con más de 1.000 especies descritas), son Tenthredinoidea, Ichneumonoidea, Chrysididae, Apoidea, Vespoidea y Chalcidoidea. Vespoidea, Apoidea e Ichneumonoidea son las más grandes, cada una de ellas con más de 4.000 especies descritas (Tabla 2.2, Figuras 2.2-2.5).

Las familias más diversas (en número de especies descritas, tomando un número arbitrario mínimo de 300) son Tenthredinidae, Braconidae, Ichneumonidae, Bethyidae, Chrysididae, Dryinidae, Crabronidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Apidae, Formicidae, Vespidae, Pompilidae, Mutillidae y Encyrtidae.

Familias muy diversas, con más de 1.000 especies descritas para la región, son Braconidae, Ichneumonidae, Crabronidae, Apidae, Formicidae, Vespidae y Mutillidae.

Familias hiperdiversas, con más de 2.000 especies en la región, son Braconidae, Ichneumonidae y Formicidae.

Taxones pobremente estudiados

Los grupos peor conocidos para la Región Neotropical son Ceraphronoidea, Cynipoidea, Evanioidea, Platygastroides y Chalcidoidea. Dentro del cálculo del número de especies, Ichneumonoidea y los demás grupos de parasitoides están muy pobremente estudiados.

Especialistas y museos

Aparte de los grandes museos que albergan material coleccionado en los países tropicales (Museo Nacional de Historia Natural de los EEUU, Museo Americano de Historia Natural en Nueva York, Museo de Historia Natural de Londres, Colección Nacional del Canadá, etc.), son pocos los museos iberoamericanos que guardan colecciones importantes que representen a la Región Neotropical. Incluso, en varios países no existen museos que almacenen porciones representativas de sus propias himenopterofaunas. La colección de insectos del Museo de Zoología en Sao Paulo está bien representada en varios grupos de himenópteros (especialmente en hormigas); el INBio de Costa Rica posee una gran colección de himenópteros del país. Hay otras colecciones importantes en México, Brasil y Argentina. Nuevas colecciones para varios grupos del orden se están fortaleciendo en otros países como Venezuela y Colombia.

No existe un «inventario» de taxónomos que total o parcialmente estén involucrados con la fauna neotropical. En grupos conspicuos como Formicidae hay una veintena de profesionales y estudiantes que están comprometidos en estudios de filogenia y revisiones de varias tribus y géneros; cifras semejantes pueden manejarse para las abejas, los esfécidos y los calcidoideos. Varias superfamilias tienen especialistas «solitarios» (como las de «Symphyta», Stephanoidea, Trigonalioidea, Megalyroidea). Otras son inmensas y los pocos especialistas son insuficientes (como Ichneumonoidea), algunas otras (como Ceraphronoidea) están virtualmente huérfanas.

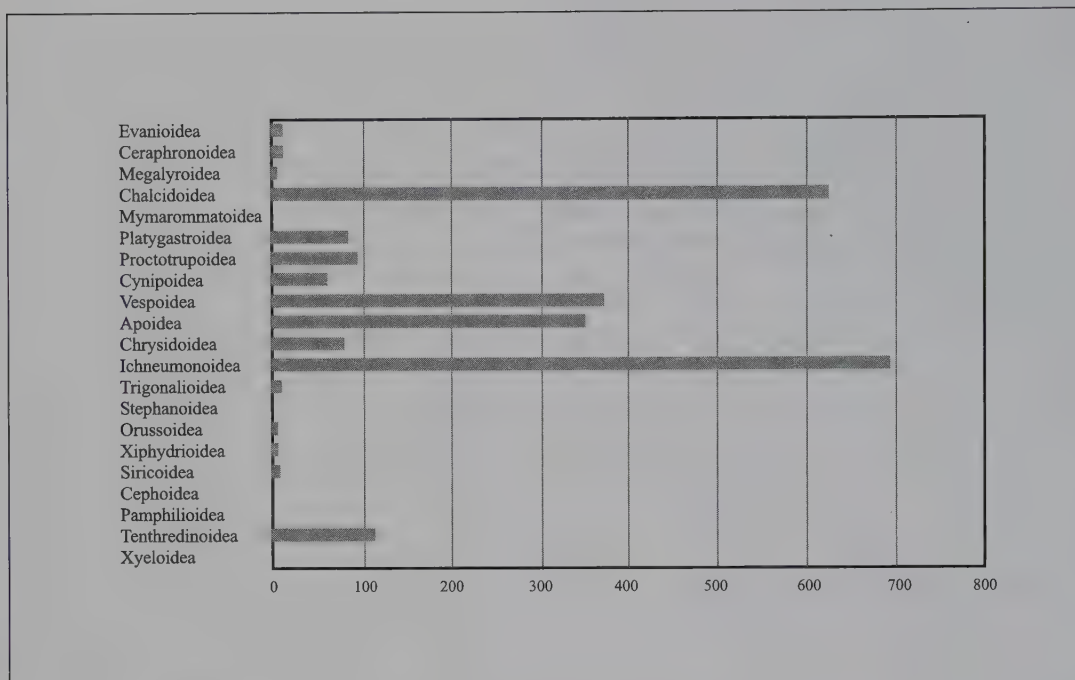


Figura 2.2 Número de géneros neotropicales descritos por superfamilia.

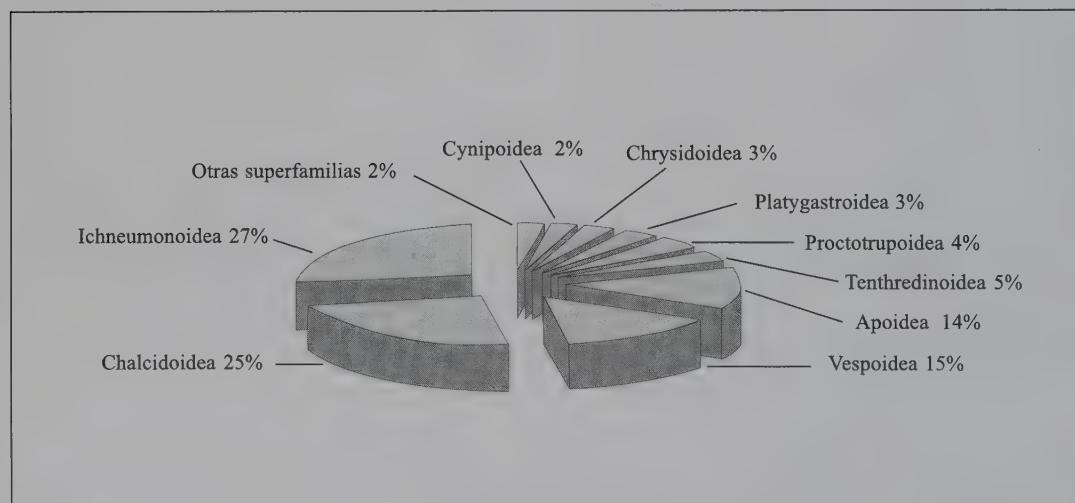


Figura 2.3 Porcentaje de géneros neotropicales descritos por superfamilia.

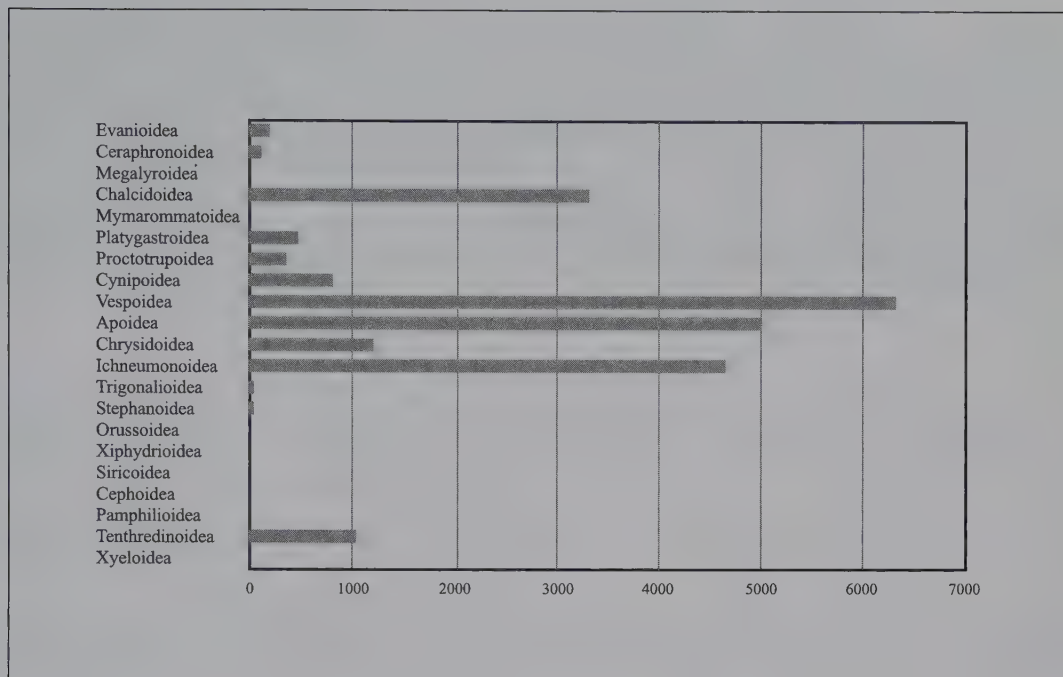


Figura 2.4 Número de especies neotropicales descritas por superfamilia.

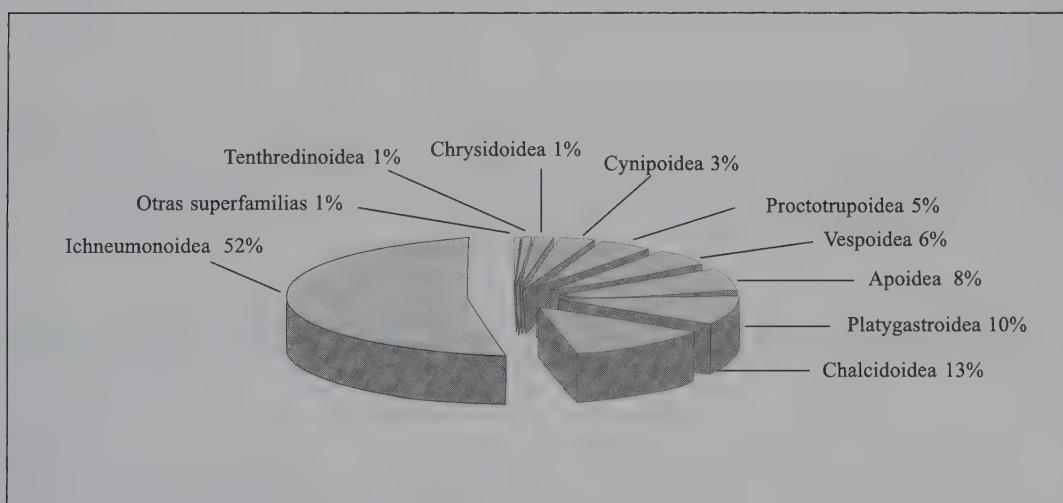


Figura 2.5 Porcentaje de especies neotropicales descritas por superfamilia.

Tabla 2.1 Relación de superfamilias, familias y subfamilias de himenópteros de la Región Neotropical. Al frente de cada taxón se relaciona: número de géneros (Gen) y especies (spp) conocidos o estimados; (M) monografías y/o (C) catálogos locales o para toda la región.

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
XYELOIDEA	1	1	M: Smith 1988 C: Smith 1978
Xyelidae	1	1	M: Smith 1988 C: Smith 1978
TENTHREDINOIDEA	115	1.027	
Argidae	32	356	M: Smith 1992
Arginae	2	82	M: Smith 1992
Atomacerinae	1	33	M: Smith 1992
Erigleninae	4	41	M: Smith 1992
Dielocerinae	6	31	M: Smith 1992
Sterictiphorinae	19	169	M: Smith 1992
Cimbicidae	5	9	M: Smith 1988
Pachylostictinae	5	9	M: Smith 1988
Diprionidae	3	13	M: Smith 1988
Monocteninae	1	1	M: Smith 1988
Diprioninae	2	12	M: Smith 1988
Pergidae	32	256	M: Smith 1990
Acordulecerinae	11	89	M: Smith 1990
Conocoxinae	3	5	M: Smith 1990
Loboceratinae	3	30	M: Smith 1990
Parasyzygoniinae	1	2	M: Smith 1990
Pergulinae	1	15	M: Smith 1990
Perreyinae	6	81	M: Smith 1990
Philomastiginae	2	2	M: Smith 1990
Syzygoniinae	5	32	M: Smith 1990
Tenthredinidae	43	393	M: Smith 2003a, b
Allantinae	5	40	M: Smith 2003b
Blennocampinae	12	120	
Heterarthrinae	3	7	M: Smith 1973, 2003a
Nematinae	2	5	M: Smith 2003a
Selandriinae	20	220	M: Malaise 1963; Smith 2005
Tenthredininae	1	1	M: Smith 2003a
PAMPHILIOIDEA	1	4	M: Smith 1988

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Pamphiliidae	1	4	M: Smith 1988
Cephalciinae	1	4	M: Smith 1988
CEPHOIDEA	1	1	M: Smith 1988
Cephidae	1	1	M: Smith 1988
Cephinae	1	1	M: Smith 1988
SIRICOIDEA	6	10	M: Smith 1988
Siricidae	6	10	M: Smith 1988
Siricinae	4	7	M: Smith 1988
Tremecinae	2	3	M: Smith 1988
XIPHYDRIOIDEA	4	18	M: Smith 1988
Xiphydriidae	4	18	M: Smith 1988
Derecyrtinae	3	17	M: Smith 1988
Xiphydriinae	1	1	M: Smith 1988
ORUSSOIDEA	5	13	M: Smith 1988
Orussidae	5	13	M: Smith 1988; Vilhelmsen y Smith 2002
STEPHANOIDEA	2	27	M: Elliot 1922
Stephanidae	3	27	M: Elliot 1922; Aguiar 1998
TRIGONALIOIDEA	8	29	M y C: Carmean y Kimsey 1998
Trigonalidae	8	29	M y C: Carmean y Kimsey 1998
Orthogonalinae	1	1	M y C: Carmean y Kimsey 1998
Trigonalinae	7	28	M y C: Carmean y Kimsey 1998
ICHNEUMONOIDEA	694	4.637	Goulet y Huber 1993; Belshaw <i>et al.</i> 1998; Quicke <i>et al.</i> 1999
Braconidae	274	1.500	M: Wharton <i>et al.</i> 1997; Achterberg y Quicke 1992 C: Yu <i>et al.</i> 2005
Adeliinae	1	2	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Agathidinae	18	800	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Alysiinae	19	250	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Aphidiinae	7	100	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Betylobraconinae	4	10	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Braconinae	24	800	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Cardiochilinae	7	30	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Cenocoelinae	4	10	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Cheloninae	8	120	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Doryctinae	65	700	M: Wharton <i>et al.</i> 1997

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Euphorinae	25	250	M: Wharton <i>et al.</i> 1997; Shaw 1988
Gnamptodontinae	2	15	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Helconinae	7	500	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Homolobinae	2	15	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Hormiinae	8	150	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Ichneutinae	8	30	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Macrocentrinae	4	50	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Mendesellinae	2	10	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Meteorideinae	1	3	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Meteorinae	2	80	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Microgastrinae	36	500	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Miracinae	1	10	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Opiinae	2	70	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Orgilinae	2	65	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Rogadinae	8	100	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Sigalphinae	2	5	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Ypsistocerinae	3	5	M: Wharton <i>et al.</i> 1997
Ichneumonidae	420	3.137	M: Townes 1969,1970a,b C: Townes y Townes 1966; Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Acaenitinae	1	2	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Anomaloninae	19	1	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Banchinae	24	82/150	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Camplopeginae	20	170	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Cremastinae	12	67	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Cryptinae	130	819	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Ctenopelmatelinae	17	65	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Cyllocerinae	1	6	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Diplazontinae	8	76	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Eucerotinae	1	1	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Ichneumoninae	72	423	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Labeninae	5	39	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Lycorininae	1	9	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Mesochorinae	5	277	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Metopiinae	10	24/70	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Neorhacodinae	1	17	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Ophioninae	13	12	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Orthocentrinae	16	12/75	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Oxytorinae	1	1	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Phrudinae	1	2	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Pimplinae	29	297/336	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Poemeniinae	2	3	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Rhyssinae	2	45	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Stilbopinae	2	2	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Tatogastrinae	1	1	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Tersilochinae	5	10/35	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Tryphoninae	14	100	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
Xoridinae	2	16	C: Yu y Horstmann 1997a,b; Yu <i>et al.</i> 2005
CHRYSIDOIDEA	78	1.177	
Plumariidae	3	18	Roig-Alsina 1994
Scolebythidae	2	3	Azevedo 1999
Bethylidae	26	437	Evans 1964; Hawkins y Gordh 1986; C: Gordh y Moczar 1990
Bethylinae	3	46	
Epyrinae	18	195	
Pristocerinae	5	196	
Chrysididae	24	278	M y C: Kimsey y Bohart 1990
Amiseginae	5	38	
Cleptinae	2	16	
Chrysidinae	17	224	
Sclerogibbidae	1	2	Richards 1939; Argaman 1988
Dryinidae	21	430	M: Olmi 1984, 1989, 1995a.
Anteoninae	4	117	
Aphelopinae	2	18	
Apodryininae	1	1	
Bocchinae	1	4	
Dryininae	2	64	
Gonatopodinae	11	80	
Embolemidae	2	10	M: Olmi 1995b; Amarante <i>et al.</i> 1999

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
APOIDEA	352	5.000	Michener 1997, 2000
Sphecidae	16	179	M y C: Bohart y Menke 1976 M: Menke y Fernández 1996 C: Amarante 2002, 2005
Ampulicinae	2	20	M y C: Bohart y Menke 1976
Sphecinae	14	159	M y C: Bohart y Menke 1976
Crabronidae	124	1.573	M y C: Bohart y Menke 1976 M: Menke y Fernández 1996 C: Amarante 2002, 2005
Pemphredoninae	17	158	M y C: Bohart y Menke 1976
Astatinae	4	22	M y C: Bohart y Menke 1976
Crabroninae	45	751	M y C: Bohart y Menke 1976
Bembecinae	52	303	M y C: Bohart y Menke 1976
Philanthinae	6	215	M y C: Bohart y Menke 1976
Colletidae	22	442	C: Michener 1997; M: Michener 2000
Colletinae	8	238	M: Michener 2000
Diphaglossinae	9	80	M: Michener 2000
Hylaeinae	1	50	M: Michener 2000
Xeromelissinae	4	74	M: Michener 2000
Andrenidae	23	238	M: Michener 2000
Alocandreninae	1	1	M: Michener 2000
Andreninae	3	5	M: Michener 2000
Oxaeinae	2	12	M: Michener 2000
Panurginae	17	220	M: Michener 2000
Halictidae	43	800+	C: Moure y Hurd 1987 M: Michener 2000
Halictinae	40	788+	M: Michener 2000
Nomiinae	1	1	M: Michener 2000
Rophitinae	2	2	M: Michener 2000
Megachilidae	19	350+	M: Michener 2000
Fideliinae	1	1	M: Michener 2000
Megachilinae	18	349+	M: Michener 2000
Apidae	104	1.500	M: Michener 2000
Apinae	90	1176	M: Michener 2000
Nomadinae	13	191	M: Michener 2000
Xylocopinae	3	140	M: Michener 2000
VESPOIDEA	373	6.309	

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Sierolomorphidae	1	5	M: Evans 1961
Rhopalosomatidae	3	20	M: Townes 1977a; Fernández y Sarmiento 2003
Bradynobaenidae	4	14	M: Genise 1986
Bradynobaeninae	1	6	
Typhoctinae	3	8	Quintero y Rodríguez 1990
Formicidae	120	3.100	C: Kempf 1972; Bolton 1995, 2003; Fernández 2003
Amblyoponinae	3	20	
Ectatomminae	3	106	
Heteroponerinae	2	16	
Paraponerinae	1	1	
Proceratiinae	3	25	
Ponerinae	12	245	
Cerapachyinae	4	25	
Ecitoninae	5	129	M: Watkins 1976
Leptanilloidinae	2	9	M: Brandão <i>et al.</i> 1999; Longino 2003
Pseudomyrmecinae	2	150	M: Ward 1990
Agroecomyrmecinae	1	3	
Myrmicinae	68	1.112	
Dolichoderinae	8	209	M: Shattuck 1992 C: Shattuck 1994
Formicinae	9	422	
Vespidae	79	1.330	
Masarinae	4	20	M: Richards 1962; Sarmiento 1999a
Eumeninae	50	+800	C: Carpenter 1986b M: Sarmiento 1999a
Polistinae	24	+500	M: Richards 1978; Cubillos y Sarmiento 1997; Sarmiento 1999b
Vespinae	1	4	
Scoliidae	2	40	M: Bradley 1945
Scoliinae	2	40	
Tiphiidae	35	228	Kimsey 1991
Anthoboscinae	4	16	M: Genise 1984
Brachycistidinae	1	2	Wasbauer 1968
Methocinae	1	8?	Krombein 1979
Myzininae	2	10?	Krombein 1937
Tiphiinae	4	92	Allen 1972; Kimsey 1993
Thynninae	23	100?	M: Kimsey 1992

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Pompilidae	57	800	M: Banks 1946, 1947
Ceropalinae	2	18	
Notocyphinae	1	34	
Pepsinae	24	460	
Pompilinae	30	275	Evans 1966
Mutillidae	69	1.500	C: Nonveiller 1990
Mutillinae	6	400	
Sphaerophthalminae	63	1.100	
Sapygidae	3	7	M: Pate 1947
Sapyginae	3	7	M: Pate 1947
CYNIPOIDEA	+60	+800	M: Weld 1952; Ronquist 1995b
Ibaliidae	1	1	Norlander <i>et al.</i> 1996
Liopteridae	3	57	M: Ronquist 1995a
Figitidae	44	225	M: Weld 1952
Anacharitinae	5	10	
Aspicerinae	3?	15	
Figitinae	36?	+200	
Cynipidae	10	15	M: Weld 1952
Cynipinae	10	15	
PROCTOTRUPOIDEA	94	334	C: Johnson 1992
Monomachidae	2	10	
Heloridae	1	2	M: Townes 1977b
Pelecínidae	1	1	Jonhson y Musetti 1999
Proctotrupidae	8	93	M: Townes y Townes 1981
Austroserphinae	1	1	
Proctotrupinae	7	92	
Diapriidae	84	229	
Ambositrinae	4	8	
Belytinae	21	26	
Diapriinae	58	180	Masner y García 2002
Ismarinae	1	15	M: Masner 1976a
PLATYGASTROIDEA	84	454	C: Johnson 1992; Vlug 1995; Gibson 1999
Scelionidae	56	334	M: Masner 1976b, 1980; Arias, T. 2004
Scelioninae	44	227	

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Teleasinae	6	16	
Telenominae	6	91	
Platygastridae	+28	+120	M: Masner y Huggert 1989; Arias, T. 2004
Platygastrinae	+20		
Sceliotrachelinae	8		
MYMAROMMATOIDEA	1	1	Huber 1986
Mymarommatidae	1	1	Huber 1986
CHALCIDOIDEA	625	3.300	C: De Santis 1979, 1983, 1989; Noyes 1998, 2004
Chalcididae	21	217	M: Delvare y Bouček 1992; Bouček 1992; Arias, D. 2004
Chalcidinae	13	199	
Dirhininae	1	8	
Epitraninae	1	3	
Haltichellinae	11	7	
Leucospidae	2	34	M: Bouček 1974; Arias, D. 2004
Eurytomidae	21	125	
Eurytominae	16	74	
Heimbrinae	2	5	
Rileyinae	3	31	
Pteromalidae	84	242	
Asaphinae	1	2	
Ceinae	1	2	
Cerocephalinae	4	4	
Cleonyminae	3	26	
Colotrechinae	4	8	
Diparinae	1	27	
Dvaliniinae	4	5	
Erotolepsiinae	1	1	
Eunotinae	4	4	
Eutrichosomatinae	2	3	
Herbertiinae	1	1	
Leptofoeninae	1	4	
Miscogasterinae	19	56	

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Ormocerinae	3	3	
Pireninae	4	4	
Pteromalinae	33	81	
Spalangiinae	1	11	
Agaonidae	11	133	M: Ramírez 1970
Agaoninae	2	40	
Blastophaginae	1	27	
Epichrysomalinae	4	9	
Otitesellinae	2	40	
Sycophaginae	1	12	
Sycoryctinae	1	5	
Torymidae	11	60	
Megastigminae	1	2	
Monodontomerinae	5	15	
Podagrioninae	1	12	
Toryminae	4	29	
Ormyridae	1	2	M: Hanson 1992
Perilampidae	3	22	M: Heraty y Darling 1984
Eucharitidae	11	40	M: Heraty y Darling 1984; Heraty 2002
Eucharitinae	10	28	
Oraseminae	1	12	
Eupelmidae	15	85	M: Gibson 1989
Calosotinae	2	2	
Eupelminae	11	72	
Neanastatinae	2	11	
Tanaostigmatidae	6	60	M: La Salle 1987
Encyrtidae	147	+500	M: Noyes 1980, 2000
Aphelinidae	22	119	
Aphelininae	6	37	
Azotinae	1	1	
Calesinae	1	1	
Pterotricinae	4	12	
Signiphoridae	2	28	
Signiphorinae	2	28	

Taxón	Gen	spp	Monografías (M) / Catálogos (C)
Thysaninae	3	4	
Tetracampidae	1	1	
Rotoitidae	1	1	M: Bouček y Noyes 1987
Eulophidae	55	227	M: Hansson 2002
Elachertinae	12	37	
Entedoninae	23	85	
Eudorinae	6	11	
Eulophinae	6	8	
Tetrastichinae	8	86	
Elasminae	1	13	
Trichogrammatidae	20	55	
Mymaridae	40	177	M: Yoshimoto 1990; Huber 1986
MEGALYROIDEA	3	3	M: Shaw 1990
Megalyridae	3	3	Shaw 1990, 2003
CERAPHRONOIDEA	12	+90	M: Dessart y Cancemi 1986
Megaspilidae	6	+40	M: Dessart y Cancemi 1986
Lagynodinae	1	+10	
Megaspilinae	5	+30	
Ceraphronidae	6	+50	M: Dessart y Cancemi 1986
EVANIOIDEA	10	+180	
Aulacidae	2	50	C: Smith 2001
Gasteruptiidae	2	+30	
Evaniidae	6	+100	Deans y Huben 2003

Perspectivas

El siglo XXI trae consigo retos difíciles y un panorama complicado. Hymenoptera podría ocupar el primer lugar entre los órdenes hiperdiversos de insectos, con un rango de 600.000 a 1.200.000 especies estimadas (Grimaldi y Engel 2005). La mayoría de estas especies permanecen sin describir, y además una inmensa porción de estos insectos vive en los trópicos. Probablemente la Región Neotropical albergue no menos de 50.000 especies, con solo una fracción descrita.

El estudio y comprensión de la himenopteroфаuna neotropical se enfrenta a dos problemas: la escasez de taxónomos y la disminución de los ecosistemas y hábitat en los que prospera la mayoría de especies. Varios especialistas coinciden en que una fracción importante de ésta fauna podría desaparecer sin que se halla conocido siquiera su nombre.

Pero, si el solo hecho de colocar nombres es una tarea formidable y prácticamente imposible, existen otras tareas igualmente inmensas: estudiar y proponer las relaciones filogenéticas de los grupos (lo que obviamente requiere de la comprensión de la fauna mundial), entender sus patrones

Tabla 2.2 Comparación de superfamilias: número de géneros y número de especies neotropicales descritos por superfamilia. Los datos de Cynipoidea y Ceraphronoidea son tentativos.

Superfamilias	Número de géneros	Número de especies
XYELOIDEA	1	1
TENTHREDINOIDEA	115	1.027
PAMPHILIOIDEA	1	4
CEPHOIDEA	1	1
SIRICOIDEA	6	10
XIPHYDRIOIDEA	4	18
ORUSSOIDEA	5	13
STEPHANOIDEA	2	27
TRIGONALIOIDEA	8	29
ICHNEUMONOIDEA	694	4.637
CHRYSIDOIDEA	78	1.177
APOIDEA	352	5.000
VESPOIDEA	373	6.309
CYNIPOIDEA	60	800
PROCTOTRUPOIDEA	94	334
PLATYGASTROIDEA	84	454
MYMAROMMATOIDEA	1	1
CHALCIDOIDEA	625	3.300
MEGALYROIDEA	3	3
CERAPHRONOIDEA	12	90
EVANIOIDEA	10	180
TOTALES	2.520	23.324

biogeográficos y dilucidar su historia natural (Mound 1998). Tales factores son indispensables para una mejor comprensión de la biología de estos insectos en los trópicos y, eventualmente, para su uso en estrategias de conservación, control biológico, polinización, etc.

Mound y Gaston (1993) han sugerido que la taxonomía descriptiva debe dejar de ser prioritaria en las agendas sistemáticas de instituciones y universidades. Estos autores señalan que aún con un alto número de taxónomos y de

recursos apropiados, se tardarían muchas décadas tan sólo nombrando taxa, describiéndolos y publicándolos. Un problema paralelo es la inexistencia de sitios en los que se puedan almacenar eficazmente los ejemplares y toda la información asociada a éstos (Gauld 1996). No existen instituciones que puedan guardar tipos y ejemplares de la gigantesca himenopterofauna tropical. Instituciones grandes como los museos de Washington y Londres poseen pocos taxónomos en Hymenoptera, y algunos tratan parcialmente

la fauna neotropical o están dedicados a faunas de otras regiones. El Museo de Londres está avocado a serios recortes presupuestales que acarrearán eliminación de personal o búsqueda de fuentes alternas de financiación.

Las instituciones latinoamericanas poseen problemas aún más graves, ante la carencia de recursos y la aguda escasez de investigadores en sistemática (Barros de Carvalho 1998). Es una gran paradoja, pues estos países son los «depositarios naturales» de la megadiversidad de artrópodos. Varias instituciones (especialmente en Europa) no prestan los tipos correspondientes a la fauna neotropical, lo cual encarece los costos de una revisión, o simplemente impiden su ejecución. En los centros de enseñanza superior de una u otra forma se alimenta la idea de que la ecología o la biología molecular son más «interesantes y lucrativas» que la sistemática, prejuicio con el que se logra en algunos casos desanimar a los jóvenes potencialmente interesados en taxonomía (al fin y al cabo un taxónomo jamás recibirá el Premio Nobel). Cabe prever para las próximas generaciones un mundo sobrepoblado de ecólogos y biólogos moleculares trabajando con organismos sin nombre. Por otra parte, es oportuna la reciente observación de que aquellas áreas tan excitantes (como la biología molecular) *no necesariamente pueden estar generando nuevas ideas y paradigmas* en la biología, como la evolución y la sistemática en los siglos XIX y XX: «una intensa concentración de recursos en biología mole-

cular podría estar desacelerando el progreso conceptual en biología» (Vogel 1998: 504).

La taxonomía sigue siendo parte del problema central del entendimiento y definición de la diversidad biológica.

Agradecimientos

Esta contribución es una actualización del capítulo: «Sistemática y filogenia de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas» (Fernández 2000). Agradezco al editor, Antonio Melic, por su gran amabilidad al autorizar su reproducción para este libro.

La elaboración del presente diagnóstico ha sido posible gracias a numerosos colegas y amigos que han ofrecido ayuda en diversas formas. Entre ellos, es oportuno destacar a Paul Hanson (Universidad de Costa Rica), Arnold S. Menke (Smithsonian Institution), Lubomir Masner (Colección Nacional del Canadá), Charles D. Michener (Universidad de Kansas), José L. Nieves-Aldrey (Museo de Historia Natural, Madrid), Massimo Olmi (Universidad de Tuscia, Italia), Luis de Santis (Museo de La Plata), Michael Sharkey (Universidad de Kentucky) y David Smith (Smithsonian Institution).

Literatura citada

- Abe, M. y D. R. Smith. 1991. The genus-group names of Symphyta (Hymenoptera) and their type species. *Esakia* 31:1-115.
- Achterberg, C. y D. L. J. Quicke. 1992. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae: A reassessment assessed. *Cladistics* 8:237-264.
- Aguiar, A. P. 1998. Revisão do genero *Hemistephanus* Enderlein, 1906 (Hymenoptera, Stephanidae), com considerações metodológicas. *Revista Brasileira de Entomologia* 41(2-4):343-429.
- Aguiar, A. P. 2004. Additions to the revision of the genus *Hemistephanus* Enderlein (Hymenoptera: Stephanidae), with inclusion of four taxa and description of two new species. *Papéis Avulsos de Zoologia* 44(2):13-43.
- Alexander, R. 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecids wasps. *Journal of Hymenoptera Research* 1:25-61.
- Alexander, R. y C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees. *University of Kansas Science Bulletin* 55:377-424.
- Allen, H. W. 1972. A monographic study of the subfamily Tiphinae (Hymenoptera: Tiphidae) of South America. *Smithsonian Contributions to Zoology* 113:1-76.
- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia* 37(1):1-139.
- Amarante, S. T. P. 2005. Addendum and corrections to a synonymic catalog of neotropical Crabronidae and Sphecidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45(1):1-18.
- Amarante, S. T. P., C. R. F. Brandão y J. M. Carpenter. 1999. A new species of *Embolemus* Westwood from the Mata Atlantica of Brazil (Hymenoptera: Embolemidae). *American Museum Novitates* 3266:1-7.
- Argaman, Q. 1988. Generic synopsis of Sclerogibbidae (Hymenoptera). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 80:177-187.
- Arias, D. C. 2004. Avispas de las familias Chalcididae y Leucospidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) en Colombia, pp. 433-490, en: Fernández, F., G. Andrade y G. Amat (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 3. Universidad Nacional de Colombia e Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Arias, T. M. 2004. La superfamilia Platygastroidea (Hymenoptera) en Colombia, pp. 351-432, en: Fernández, F., G. Andrade y G. Amat (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 3. Universidad Nacional de Colombia e Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Azevedo, C. O. 1999. A key to world species of Scolebythidae

- (Hymenoptera: Chrysidoidea), with description of a new species of *Dominibythus* from Brasil. *Journal of Hymenoptera Research* 8(1):1-5.
- Banks, N. 1946. Studies of South American Psammocharidae Part I. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 96:311-525.
- Banks, N. 1947. Studies of South American Psammocharidae Part II. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 99:371-486.
- Baroni, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Barros de Carvalho, C. J. 1998. Taxonomista de insetos, uma espécie em extinção no Brasil. *Informativo Sociedade Entomológica do Brasil* 23(1):1-5.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zoologica Scripta* 24(1-2):157-177.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta* 28(1-2):51-67.
- Belshaw, R., M. Fitton, E. Herniou, C. Gimeno y D. L. J. Quicke. 1998. A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology* 23:109-123.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the World, a generic revision*. University of California Press, Berkeley.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 71:1-370.
- Bouček, Z. 1974. A revision of the Leucospidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement* 23:1-241.
- Bouček, Z. 1988. An overview of the higher classification of the Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera), pp. 11-23, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research*. E. J. Brill, Leiden.
- Bouček, Z. 1992. The New World genera of Chalcididae, pp. 49-117, en: Delvare, G. y Z. Bouček. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 53.
- Bouček, Z. y J. S. Noyes. 1987. Rotoitidae, a curious new family of Chalcidoidea (Hymenoptera) from New Zeland. *Systematic Entomology* 12:407-412.
- Bradley, J. C. 1945. The Scoliidae (Hymenoptera) of northern South America, with especial reference to Venezuela. I. The genus *Campsomeris*. *Boletín de Entomología Venezolana* 4(1):1-36.
- Brandão, C. R. F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 35:319-412.
- Brandão, C. R. F., J. L. M. Diniz, D. Agosti y J. H. Delabie. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24(1):17-36.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 50(11):483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-302.
- Brown, K. S. 1991. Conservation of Neotropical environments: Insects as indicators, pp. 349-404, en: Collins N. M. y J. A. Thomas (eds.). *Conservation of insects and their environments*. Academic Press, London.
- Carmean, D. y L. S. Kimsey. 1998. Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family Trigonalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 23:35-76.
- Carpenter, J. M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 7:11-38.
- Carpenter, J. M. 1986a. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carpenter, J. M. 1986b. A synonymic generic checklist of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 93:61-90.
- Carpenter, J. M. 1989. The phylogenetic system of the Gayellini (Hymenoptera: Vespidae; Masarinae). *Psyche* 95:211-241.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid relationships? *Zoologica Scripta* 28(1-2):215-231.
- Carpenter, J. M. y Garcete-Barrett. 2002. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hym.: Vespidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay* 14(1-2):52-73.
- Crozier, R. H. 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 22:263-288.
- Cubillos, W. A. y C. E. Sarmiento. 1997. Avispas sociales de Colombia (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), pp. 271-348, en: Andrade, M. G., G. Amat y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia, estudios escogidos*, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 4 Centro Editorial Javeriano, Bogotá, D. C.
- Deans, A. R. y M. Huben. 2003. Annotated key to the ensign wasp (Hymenoptera: Evanidae) genera of the world, with descriptions of three new genera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(4):859-875.
- Deans, A. R. y J. B. Whitfield. 2003. Systematics of an enigmatic wasp family: Evanidae (Hymenoptera). Abstracts from the XIII International Entomophagous Insects Workshop. *Journal of Insect Science* 3:1-33.
- Delvare, G. y Z. Bouček. 1992. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 53:1-466.
- De Santis, L. 1979. *Catálogo de los himenópteros calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Publicación

- Especial Comité de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- De Santis, L. 1980. *Himenópteros brasileños de la serie Parasítica*. Curitiba, Brasil.
- De Santis, L. 1983. Catálogo de los himenópteros calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos-Primer Suplemento. *Revista Peruana de Entomología* 24:1-38.
- De Santis, L. 1989. Catálogo de los himenópteros Calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos-Segundo Suplemento. *Acta Entomológica Chilena* 15:9-90.
- De Santis, L. y P. Hidalgo. 1994. *Catálogo de himenópteros calcidoideos*. Serie No. 13. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires.
- Dessart, P. y P. Cancemi. 1986. Tableau dichotomique des genres de Ceraphronoidea (Hymenoptera) avec commentaires et nouvelles espèces. *Frustula Entomologica (N.S.)* 7-8:307-372.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita-evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Dowton, M., A. D. Austin, N. Dillon y E. Bartowsky. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evanomorpha. *Systematic Entomology* 22:245-255.
- Eady, R. D. 1968. Some illustrations of microsculpture in the Hymenoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 43(3-6):66-72.
- Elliot, E. A. 1922. Monograph of the hymenopterous family Stephanidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1922:705-831.
- Evans, H. E. 1961. A preliminary review of the Nearctic species of *Sierolomorpha* (Hymenoptera). *Breviora* 140:1-12.
- Evans, H. E. 1963. A new family of wasps. *Psyche* 70:7-16.
- Evans, H. E. 1964. A synopsis of the American Bethyidae (Hymenoptera: Aculeata). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 132:1-122.
- Evans, H. E. 1966. A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Memoirs of the American Entomological Society* 20:1-442.
- Evans, H. E. 1987. Order Hymenoptera, pp. 597-710, en: Stehr, F. W. (ed.). *Immature insects*. Vol. 1. Kendall/Hunt Pub. Co., Iowa.
- Fergusson, N. D. M. 1995. The cynipoid family, pp. 247-265, en: Hanson, P. e I. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, London.
- Fernández, F. 2000. Sistemática y filogenia de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas, pp. 211-231, en: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000 m3m*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- Fernández, F. (ed.). 2003. *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Fernández, F. y C. E. Sarmiento. 2003. A new species of *Olixon* Cameron (Hymenoptera: Rhopalosomatidae) from de Neotropical Region. *Journal of the New York Entomological Society*. 110(3-4):413-416.
- Fernández, F., M. Rodríguez y G. Ulloa. 1996. Primer registro de la familia Sclerogibbidae para Colombia. *Sphecos* 30:10.
- Fontal-Cazalla, F. M. 2002. Phylogeny of the Eucilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Cladistics* 18:154-159.
- Gaston, K. 1993. Spatial patterns in the description and richness of the Hymenoptera, pp. 277-293, en: La Salle, J. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. International Press, UK.
- Gaston, K., I. D. Gauld y P. Hanson. 1996. The size and composition of the hymenopterian fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography* 23:105-113.
- Gauld, I. 1996. The cost of data repatriation versus the potential of biosystematic capacity building, en: McNeely, J. A. y S. Soucherita (eds.). *Biodiversity in Asia: Challenges and Opportunities for the scientific community*. Ministry of Science, Technology and Environment, Bangkok.
- Gauld, I. D. y B. Bolton (eds.). 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford.
- Genise, J. F. 1984. Las Anthoboscinae neotropicales y comentarios sobre la diversidad de la subfamilia (Hymenoptera, Tiphidae). *Revista Sociedad Entomológica de Argentina* 43:195-220.
- Genise, J. F. 1986. Las Bradynobaenidae y algunas modificaciones a la clasificación general de Hymenoptera Aculeata. *Physis C* 44:39-53.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structure. *The Canadian Entomologist* 117:1395-1443.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with a revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 149:121.
- Gibson, G. A. P. 1993. Groundplan structure and homology of the pleuron in Hymenoptera based on a comparison of the skeletomusculature of Xyelidae (Hymenoptera) and Raphidiidae (Neuroptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165:165-187.
- Gibson, G. A. P. 1995. Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae: Classification and revision of world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Memoirs of Entomology, International* 5:1-421.
- Gibson, G. A. P. 1999. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) –an alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28(1-2):125-138.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidae –a review of current concepts

- (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28(1-2):87-124.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, NJ.
- Gordh, H. y L. Moczar. 1990. A catalog of the world Bethyilidae (Hymenoptera: Aculeata). *Memoirs of the American Entomological Institute* 46:1-364.
- Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Guglielmino, A. y M. Olmi. 1997. A host-parasite catalog of world Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Contributions in Entomology, International* 2(2):165-298.
- Hanson, P. 1992. The Nearctic species of *Ormyrus* Westwood (Hymenoptera: Chalcidoidea: Ormyridae). *Journal of Natural History* 26:1333-1365.
- Hanson, P. e I. D. Gauld (eds). 1995. *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford.
- Hansson, C. 2002. Eulophidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 67:1-290.
- Harris, R. A. 1979. A glossary of surface sculpturing. *Occasional Papers in Entomology (Davis)* 28:31.
- Hawkins, B. A. y G. Gordh. 1986. Bibliography of the world literature of the Bethyilidae (Hymenoptera: Bethyloidea). *Insecta Mundi* 1(4):261-283.
- Heraty, J. M. 2002. A revision of the genera of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the World. *Memoirs of the American Entomological Institute* 68:1-367.
- Heraty, J. M. y D. C. Darling. 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 9:309-328.
- Heraty, J. M., J. B. Woolley y D. C. Darling. 1994. Phylogenetic implications of the mesofurca and mesopostnotum in Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 3:241-277.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Huber, J. T. 1986. Systematics, biology, and hosts of the Mymaridae and Mymarommatidae (Insecta: Hymenoptera). *Entomography* 4:185-243.
- Isidoro, N., F. Bin, R. Romani, J. Pujade y P. Ros. 1999. Diversity and function of male antennal glands in Cynipoidea (Hymenoptera). *Zoologica Scripta* 28(1-2):165-174.
- Johnson, N. F. 1988. Midcoxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81:870-881.
- Johnson, N. F. 1992. Catalog of world species of Proctotrupoidea, exclusive of Platygasteridae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 51:1-825.
- Johnson, N. F. y L. Musetti. 1999. Revision of the proctotrupoid genus *Pelecinius* (Hymenoptera: Peleciniidae). *Journal of Natural History* 33:1513-1543.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 15:3-344.
- Kimsey, L. S. 1991. Relationships among the tephritid wasp subfamilies (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 16:427-438.
- Kimsey, L. S. 1992. Phylogenetic relations among the South American thynnine tephritid wasps (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 17:133-144.
- Kimsey, L. S. 1993. An unusual new tephritid genus from Peru and a key to American genera of Tephritinae (Hymenoptera). *Pan Pacific Entomologist* 69:213-217.
- Kimsey, L. S. y R. M. Bohart. 1990. *The Chrysidid Wasps of the World*. Oxford University Press, Oxford.
- Königsmann, E. 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3. Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 25:1-55.
- Kristensen, N. P. 1991. Phylogeny of extant hexapods, pp. 125-140, en: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Kristensen, N. P. 1999. Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *Journal of European Entomology* 96(3):131-156.
- Krombein, K. V. 1937. Studies in the Tephritidae (Hymenoptera:Aculeata). I. A review of the genera of Myzininae. *Annals of the Entomological Society of America* 30:26-30.
- Krombein, K. V. 1979. Studies in the Tephritidae. XII. A new genus of Methocinae with notes on the subgenera of *Methoca* Latreille (Hymenoptera Aculeata). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 81:424-434.
- La Salle, J. 1987. New World Tanaostigmatidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Contributions of the American Entomological Institute* 23(1):1-181.
- La Salle, J. e I. D. Gauld. 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* 76(3):315-334.
- La Salle, J. e I. D. Gauld (eds.). 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, UK.
- Longino, J. T. 2003. A new Costa Rican species of *Leptanilloides* (Hymenoptera: Formicidae: doryline section: Leptanilloidinae) *Zootaxa* 264:1-6.
- Malaise, R. 1963. Hymenoptera Tenthredinoidea, subfamiliy Selandriinae, key to the genera of the world. *Entomologisk Tidskrift* 84:159-215.
- Masner, L. 1976a. A revision of the Ismarinae of the New World (Hymenoptera: Proctotrupoidea, Diapriidae). *The Canadian Entomologist* 108:1243-1266.
- Masner, L. 1976b. Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97:1-87.
- Masner, L. 1980. Key to the Holarctic genera of Scelionidae, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera: Proctotrupoidea) *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 113:1-54.

- Masner, L. y P. Dessart. 1967. La reclassification des categories taxonomiques superieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Bulletin Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 43:1-33.
- Masner, L. y L. Huggert. 1989. World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygastriinae and Sceliotrachelinae (Hymenoptera: Platygastriidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 147:1-214.
- Masner, L. y J. L. García. 2002. The genera of Diapriinae (Hymenoptera : Diapriidae) in the New World. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 268:1-138.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of ten major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* 14:1-55.
- Menke, A. S. y F. Fernández. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Revista de Biología Tropical* 44(2):1-68.
- Michener, C. D. 1997. Genus-group names of bees and supplemental family-group names. *Natural History Museum University of Kansas Scientific Paper* 1:1-81.
- Michener, C. D. 2000. *Bees of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Michener, C. D., R. J. McGinley y B. N. Danforth. 1994. *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Mound, L. A. 1998. Insect taxonomy in species-rich countries - the way forward? *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 27(1):1-8.
- Mound, L. A. y K. J. Gaston. 1993. Conservation and systematics – the agony and the ecstasy, pp. 185-195, en: Gaston, K. J., T. R. New y M. J. Samways (eds.). *Perspectives on insect conservation*. Intercept, U K.
- Moure, J. S. y P. D. Jr. Hurd. 1987. *An annotated catalog of the halictid bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae)*. Smithsonian Institution Press, Whashington D. C.
- Naumann, I. D. y L. Masner. 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: a new family from Australia and a key to world families (Hymenoptera: Proctotrupeoidea s. l.). *Australian Journal of Zoology* 33:761-783.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera, pp. 459-474, en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.). *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Volumen monográfico SEA, No. 26.
- Nonveiller, G. 1990. Catalogue of the Mutillidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical Region including Mexico (Insecta: Hymenoptera). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 18*. SPB Academic Publishing, Netherlands.
- Norlander, G., Z. Liu y F. Ronquist. 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 21:151-166.
- Noyes, J. S. 1980. A review of the genera of Neotropical Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) *Bulletin of the British Museum (Entomology)* 4(3):107-253.
- Noyes, J. S. 1998. *Catalogue of the Chalcidoidea of the world*. Electronic Publication (CD-ROM) ETI, Amsterdam.
- Noyes, J. S. 2000. Encyrtidae of Costa Rica, 1. The subfamily Tetracneminae, parasitoids of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 62:1-355.
- Noyes, J. S. 2004. *Chalcidoidea world catalog*. Web site, Natural History Museum, Londres.
- Olmi, M. 1984. A revision of the Dryinidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 37:1-1913.
- Olmi, M. 1986. New species of Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 5:211-238.
- Olmi, M. 1989. Supplement to the revision of the world Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N.S.)* 12:109-395.
- Olmi, M. 1993a. Dryinidae di Costa Rica: catalogo e considerazioni biogeografiche de evollutive (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bolletino della Società Entomologica Italiana* 124:186-200.
- Olmi, M. 1993b. A new generic classification for Thaumatomyridinae, Dryininae and Gonatopodinae, with descriptions of new species (Hymenoptera, Dryinidae). *Bollettino di Zoologia Agraria di Bachico Hura II* 25:57-89.
- Olmi, M. 1995a. Contribution to the knowledge of the world Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Phytophaga* 6:3-54.
- Olmi, M. 1995b. A revision of the world Embolemidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula Entomologica* 8(31):85-146.
- Pagliano, G. y P. Scaramozzino. 1990. Elenco del generi di Hymenoptera del mondo. *Memorias Società Entomologica Italiana* 68:1-210.
- Pate, V. S. L. 1947. Neotropical Sapygidae with a conspectus of the family (Hymenoptera Aculeata). *Acta Zoologica Lilloana* 4:393-426.
- Perfecto, I., J. Vandermer, P. Hanson y V. Cartín. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6:935-945.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Blackwell, London.
- Quicke, D. L. J., S. N. Ingram, H. S. Baillie y P. V. Gaitens. 1992. Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta* 21:381-402.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. N. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonidae. *Journal of Natural History* 28:635-682.
- Quicke, D. L. J., H. H. Basibuyuk, M. G. Fitton y A. P. Rasnitsyn. 1999. Morphological, paleontological and molecular aspects of ichneumonoid phylogeny (Hymenoptera, Insecta). *Zoologica Scripta* 28(1-2):175-202.

- Quicke, D. L. J., C. López-Vaamonde y R. Belshaw. 1999. The basal Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera): 28S D2 rDNA considerations of the Brachycyrtinae, Labeninae, Paxylommatainae and Xoridinae. *Zoologica Scripta* 28(1-2):203-210.
- Quintero, D. y R. Rodríguez. 1990. New Species of *Typhoctes* from Panama (Hymenoptera: Typhoctidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83(1):30-35.
- Ramirez, B. W. 1970. Taxonomic and biological studies of Neotropical fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *University of Kansas Scientific Bulletin* 49:1-44.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Richards, O. W. 1939. The Bethyidae subfamily Sclerogibbinae (Hymenoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 8:211-223.
- Richards, O. W. 1962. *A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera: Vespidae)*. British Museum (Natural History), London, England.
- Richards, O. W. 1978. *The Social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. British Museum (Natural History), London.
- Roig-Alsina, A. 1994. A new genus of Plumariidae, with notes on the relationships among the genera of the family (Hymenoptera, Chrysidoidea, Plumariidae). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft* 84:91-96.
- Roig-Alsina, A. y C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees. *University of Kansas Scientific Bulletin* 55:124-162.
- Ronquist, F. 1995a. Phylogeny and classification of the Liopteridae, an archaic group of cynipoid wasps (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica* 46:1-74.
- Ronquist, F. 1995b. Phylogeny and the early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 20:309-335.
- Ronquist, F. 1999a. Phylogeny of the Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Ronquist, F. 1999b. Phylogeny, classification, and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28(1-2):139-164.
- Ronquist, A., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Erikson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28(1-2):13-50.
- Roubik, D. 1989. *Ecology and natural history of Tropical bees*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sarmiento, C. E. 1999a. Los véspidos solitarios de Colombia (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae, Masarinae), pp. 53-105, en: Amat, G., M. G. Andrade y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 2. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, D. C.
- Sarmiento, C. E. 1999b. Distribución de las avispas sociales en Colombia (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Biogeographica* 75(1):17-36.
- Schulmeister, S., W. C. Wheeler y J. M. Carpenter. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18:455-484.
- Sharkey, M. J. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Shattuck, S. O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae. *Sociobiology* 21:1-181.
- Shattuck, S. O. 1994. Taxonomic catalog of the ant subfamilies Aneuretinae and Dolichoderinae. *University of California Publications in Entomology* 112:1-241.
- Shaw, S. R. 1988. Euphorinae phylogeny: the evolution of diversity in host-utilization by parasitoid wasps (Hymenoptera Braconidae). *Ecological Entomology* 13:323-335.
- Shaw, S. R. 1990. Phylogeny and biogeography of the parasitoid wasp family Megalyridae (Hymenoptera). *Journal of Biogeography* 17:569-581.
- Shaw, S. R. 2003. A new *Cryptalyra* species from Colombia (Hymenoptera: Megalyridae). *Zootaxa* 248:1-4.
- Shimizu, A. 1994. Phylogeny and classification of the family Pompilidae (Hymenoptera). *Bulletin of Natural History, Tokyo Metropolitan University* 2:1-142.
- Smith, D. R. 1973. Sawflies of the subfamily Heterarthrinae: adults and larvae (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75:337-345.
- Smith, D. R. 1978. Suborder Symphyta (Xyelidae, Pararchxyelidae, Parapamphiliidae, Xyelidae, Karatavitiidae, Gigasiricidae, Sepulcidae, Pseudosiricidae, Anaxyelidae, Siricidae, Xiphydriidae, Paroryssidae, Xyelotomidae, Blasticotomidae, Pergidae). *Hymenopterorum Catalogus, Pars* 14.
- Smith, D. R. 1988. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: introduction, Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphydriidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae. *Systematic Entomology* 13:205-261.
- Smith, D. R. 1990. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera, Symphyta) of America south of the United States: Pergidae. *Revista Brasileira de Entomologia* 34(1):7-200.
- Smith, D. R. 1992. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Argidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 39:1-119.
- Smith, D. R. 1993. Systematics, life history, and distribution of sawflies, pp. 3-32, en: Wagner M. R. y K. F. Raffa (eds.). *Sawfly life history adaptations to woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Smith, D. R. 2001. World catalog of the family Aulacidae (Hymenoptera). *Contributions on Entomology, International* 4(3):263-319.
- Smith, D. R. 2003a. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Nematinae, Heterarthrinae, Tenthredininae). *Transactions of the American Entomological Institute* 129(1):1-45.
- Smith, D. R. 2003b. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Allantinae). *Journal of Hymenoptera Research* 12(1):148-192.

- Smith, D. R. 2004. A new species of *Derecyrtia* Smith (Hymenoptera: Xiphydriidae) from Colombia and Ecuador. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106:675-678.
- Smith, D. R. 2005. Two new fern-feeding sawflies of the genus *Aneugmenus* from South America (Tenthredinidae: Selandriinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 107:273-278.
- Stolz, D. y J. B. Whitfield. 1992. Viruses and virus like entities in the parasitic Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:125-139.
- Tonapi, G. T. 1958a. A comparative study of spiracular structure and mechanisms in some Hymenoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society* 110:489-532.
- Tonapi, G. T. 1958b. A comparative study of spiracular structure and mechanisms in some Hymenoptera Part I: Symphyta. *Indian Journal of Entomology* 20:108-120.
- Tonapi, G. T. 1958c. A comparative study of spiracular structure and mechanisms in some Hymenoptera Part II: Apocrita Parasitica. *Indian Journal of Entomology* 20:203-220.
- Tonapi, G. T. 1958d. A comparative study of spiracular structure and mechanisms in some Hymenoptera Part III: Apocrita Aculeata. *Indian Journal of Entomology* 20:245-269.
- Townes, H. 1969. Genera of Ichneumonidae. Part 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 11:1-300.
- Townes, H. 1970a. Genera of Ichneumonidae. Part 2. *Memoirs of the American Entomological Institute* 12:1-537.
- Townes, H. 1970b. Genera of Ichneumonidae. Part 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* 13:1-307.
- Townes, H. 1977a. A revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 15(1):1-34.
- Townes, H. 1977b. A revision of the Heloridae (Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 15(2):1-12.
- Townes, H. y M. Townes. 1966. A catalogue and reclassification of Neotropical Ichneumonidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 8:1-367.
- Townes, H. y M. Townes. 1981. A revision of the Serphidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 32:1-541.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. *Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects*. 7th ed. Thomson-Brooks/Cole, Belmont, CA.
- Vilhelmsen, L. 1997a. Head capsule concavities accommodating the antennal bases in Hymenoptera pupating in wood: possible emergence-facilitating adaptations. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 26:129-138.
- Vilhelmsen, L. 1997b. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research* 35:49-70.
- Vilhelmsen, L. B. 1999. Comparative anatomy in the basal Hymenoptera (Insecta), with a reappraisal of the occipital region. *Zoologica Scripta* 28(1-2):75-85.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131:393-442.
- Vilhelmsen, L. y D. R. Smith. 2002. Revision of the «ophryonine» genera *Argentophrynopus* gen.n., *Guiglia* Benson, *Kulcania* Benson, *Ophrella* Middlekauff, *Ophryon* Middlekauff, *Ophrynopus* Konow, and *Stirocorsia* Konow (Hymenoptera: Orussidae). *Insect Systematics and Evolution* 33:387-420.
- Vlug, H. J. 1995. Catalogue of the Platygastriidae (Platygastridae) of the World, en: Achterberg, C. (ed.). *Hymenopterorum Catalogus (Nova Editio)*, Pars 19. Amsterdam, SBP Academic Publishing.
- Vogel, S. 1998. Academically correct biological science. *American Scientist* 86(6):504-506.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae) generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15:449-489.
- Wasbauer, M. S. 1968. New genera of male Brachycistidinae with redescription of *Brachycistellus* Baker and a key to North American genera. *Pan-Pacific Entomologist* 44:184-197.
- Watkins, J. F. 1976. *The identification and distribution of New World army ants (Dorylinae: Formicidae)*. Baylor University Press, Waco, Texas.
- Weinstein, P. y A. D. Austin. 1991. The host relationships of trigonalid wasps (Hymenoptera: Trigonalidae), with a review of their biology and catalogue to world species. *Journal of Natural History* 25:399-433.
- Weld, L. H. 1952. *Cynipoidea (Hymenoptera) 1905-1950*. Privately printed Ann Arbor, Michigan.
- Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). 1997. *Manual of the New World genera of the Family Braconidae (Hymenoptera)*. Special publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:3-14.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in non-aculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-674.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Yoshimoto, C. M. 1990. A review of the genera of New World Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Flora and Fauna Handbook* 7:1-166.
- Yu, D. S. y K. Horstmann. 1997a. A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). Part I. *Memoirs of the American Entomological Institute* 58(1):1-763.
- Yu, D. S. y K. Horstmann. 1997b. A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). Part II. *Memoirs of the American Entomological Institute* 58(2):764-1558.
- Yu, D. S., C. van Achterberg, y K. Horstmann. 2005. *Taxapad Ichneumonoidea*. Vancouver, Canada. (URL: www.Taxapad.com).

CAPÍTULO 3

Filogenia y evolución de Hymenoptera

J. L. Nieves-Aldrey, F. M. Fontal-Cazalla y F. Fernández

Introducción

Los himenópteros pueden ser definidos como «insectos holometábolos haplodiploides con piezas bucales masticadoras pero que carecen de élitros».

Dos de los rasgos derivados que caracterizan al orden Hymenoptera bastarían para definir el orden como monofilético: poseer dos pares de

alas membranosas, un par posterior más pequeño articulado al primero por uno o más ganchos pequeños (hámulos), y presentar un mecanismo de determinación del sexo haplodiploide, por el cual huevos fertilizados diploides normalmente dan lugar a hembras, y huevos haploides no fecundados dan lugar a machos. Sin embargo, Vilhelmsen (1997b) adicionalmente lista varias sinapomorfías que apoyarían la monofilia del grupo (Cuadro 3.1).

Clasificación

El orden Hymenoptera se ha dividido tradicionalmente en dos subórdenes: «Symphyta» y Apocrita; éste último, a su vez, ha sido subdividido en dos grupos —con categoría de infraorden o sección dependiendo de los autores— denominados Parasitica, o también Terebrantes, y Aculeata (Gauld y Bolton 1988). Ahora parece claro que, tal como se define tradicionalmente, «Symphyta» es un conjunto parafilético de superfamilias (distinguidas por presentar en conjunto una serie de estados de carácter primitivos, y por la ausencia de los caracteres especializados de los Apocrita). Por lo que respecta a las dos secciones de Apocrita, existe un consenso general al considerar a los Aculeata como un grupo monofilético. Este no es el caso de los «Parasitica», al que todos los estudios de filogenia efectuados señalan como un conjunto parafilético artificial de superfamilias, por lo que su vigencia como categoría taxonómica válida en la clasificación actual parece difícil de defender. Como consecuencia de los referidos estudios cladísticos, se está cuestionando la clasificación tradicional del nivel suprafamiliar del orden. Sin embargo, las categorías «Symphyta» y Apocrita, así como las

subdivisiones Parasitica y Aculeata, siguen siendo útiles para separar grandes grupos de himenópteros en el aspecto biológico, de modo que aún son usadas por muchos autores (Goulet y Huber 1993).

Por otra parte, las relaciones filogenéticas de alto nivel de los himenópteros siguen sujetas a controversia y distan aún de estar completamente aclaradas. En consecuencia, la introducción de nuevas categorías en la clasificación del orden, por encima del nivel de superfamilia, y según algunos de los estudios cladísticos realizados, muy pocas veces se ha llevado a cabo (Rasnitsyn 1988). Al contrario, prevalece el criterio de mantener la división tradicional del orden. Más recientemente, en la clasificación del orden Hymenoptera propuesta por Gauld y Hanson (1995b) se abandona esa división tradicional para reconocer únicamente superfamilias dentro del orden, esquema de clasificación recomendado mientras no se tenga claridad sobre la filogenia del grupo. Siguiendo este esquema, el orden, a escala mundial, se divide en 21 superfamilias y, según los autores, el número de familias reconocidas va de 79 (Gauld y Hanson 1995b) a 99 (Goulet y Huber 1993). En este libro se reconoce un total de 88 familias para el mundo, cuya relación nominal y datos de diversidad y biología conocida se presentan en la Tabla 5.1.

Cuadro 3.1 Caracteres sinapomórficos o potencialmente sinapomórficos propuestos para Hymenoptera (recopilados por Vilhelmsen 1997).

Monofilia de Hymenoptera
Parte flexionada del clípeo esclerotizada
Presencia de un complejo labiomaxilar
Fusión entre escleritos laterocervical y pro-episternal anterior
Músculos posteriores notocoxales ausentes y <i>meron</i> no demarcado sobre la coxa
Trocantelo (prefémur) presente
Espolón tibial anterior apical modificado (por ejemplo en limpiador de antena)
Cencros presentes
Venas anales del ala anterior no alcanzan el margen del ala
Presencia de hámulos sobre el margen anterior del ala posterior
Presencia de brazos anteriores mesofurcales
Músculo mesosculelar metanotal unido al metanoto
Presencia de dos músculos mesofurcales laterofragmales
Metafurca surge anteriormente sobre el <i>discrimen</i>
Primer tergo abdominal fuertemente asociado con el metapostnoto
Espiráculos abdominales rodeados por una cutícula esclerotizada
Tergos abdominales sobrelapan los esternos y rodean los espiráculos abdominales
Anillo basal y volsela presentes en genitalia del macho
Apodema de forma cordada sobre el noveno tergo abdominal en la hembra
Presencia de una articulación basal en el ovipositor
Ojo en larvas (cuando presente) con una cornea única sobrepuesta a varios omatidios
Determinación de sexo haplodiploide (generalmente hembras diploides y machos haploides)

Origen y registro fósil

A pesar de que la monofilia del orden está bien fundamentada, no ocurre lo mismo con su origen evolutivo y el conocimiento de sus relaciones filogenéticas con los restantes ordenes de insectos holometábolos. En este último aspecto, existen discrepancias en cuanto a las hipótesis manejadas por distintos autores, discrepancias nada fáciles de resolver dada la complejidad de las relaciones basales propuesta en los estudios cladísticos basados en caracteres morfológicos realizados hasta ahora. Recientemente, tampoco los estudios de sistemática molecular, basados en secuencias de los genes 18S ARNr, o 28S ARNr (Whiting *et al.* 1997), han tenido más éxito que los estudios morfológicos en cuanto a aclarar las relaciones basales de los Holometabola (Whitfield 1998). La incongruencia de los resultados se resume generalmente en la dicotomía representada por las distintas hipótesis de Königsman (1976) y Rasnitsyn (1980, 1988).

El primero concluye que Hymenoptera es el grupo hermano de los Mecopteroidea (Mecoptera + Trichoptera + Lepidoptera + Diptera + Siphonaptera) mientras que Rasnitsyn sugiere que surgieron del orden extinto fósil Miomoptera, que él cree grupo ancestral de los Endopterygota, a la vez que trata a los Coleoptera + Neuropteroidea + Mecopteroidea como una línea separada de los Miomoptera (Wootton 1986; Gauld y Bolton 1988). La posición de Hymenoptera como grupo hermano de Mecopterida parece ser la más aceptada actualmente (Wheeler *et al.* 2001, pero hay una propuesta contraria en Whiting 2002).

El origen de los himenópteros se remonta al menos a 220 millones de años atrás, según la datación de los fósiles más antiguos que se sabe pertenecen a este orden de insectos, encontrados en rocas del Triásico medio de Asia Central (Wootton 1986; Whitfield 1998) (Figura 3.1). Dichos fósiles corresponden a sínfitos ancestrales atribuibles a la familia actual Xyelidae. Sin embargo, recientemente se han citado

huellas de daños en plantas fósiles como evidencia indirecta, según la cual el origen del grupo se remonta hasta los 300 millones de años (Labandeira y Phillips 1996). En uno u otro caso las fechas de aparición del orden son anteriores a la aparición de los primeros dinosaurios, mamíferos o dípteros y más de 100 millones de años antes de la aparición de las primeras plantas con flores.

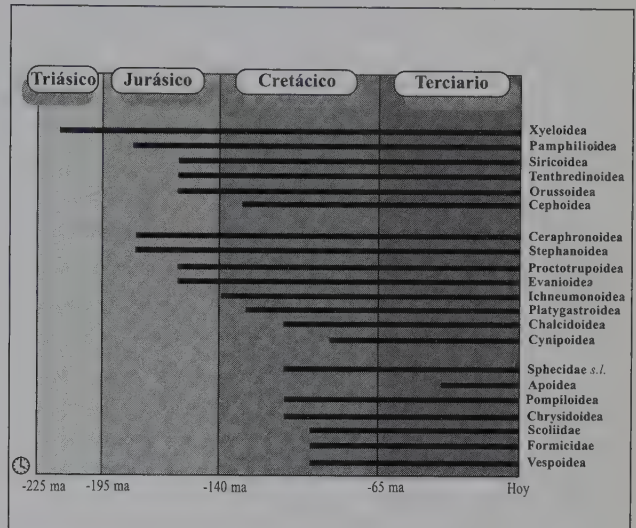
En el Triásico superior los himenópteros ancestrales debían de estar ya ampliamente distribuidos en los continentes primitivos como se evidencia por el hallazgo en Australia de fósiles de Xyelidae con una datación similar. Otros «Symphyta» primitivos, atribuibles a familias actuales, continúan apareciendo en el registro fósil de la Era Secundaria: fósiles del Jurásico superior de Kirguisia se identifican con los primeros Megalodontidae y se han datado varios Siricidae del Jurásico superior de Asia Central. El primer tentredínido conocido data del Cretácico inferior (Rasnitsyn 1980; Wootton 1986) (Figura 3.1).

Los primeros registros fósiles de Apocrita (y quizás el primer signo de comportamiento parasitoide en insectos) datan del Jurásico inferior a medio en Rusia. Se trata de un posible Megaliridae y de un representante de una familia cercana a los Stephanidae (Rasnitsyn 1980). Otra supuesta familia de Stephanidae, Ephialtitidae, es muy frecuente en el Jurásico superior de Kazajastán y en la frontera Jurásico-Cretácico en España (Whalley y Jarzembowsky 1985). En el Jurásico superior, hace unos 160 millones de años, están ya presentes todas las superfamilias, algunas familias modernas de «Symphyta» y algunas líneas filéticas de «Parasitica» como algunos Proctotrupoidea y Evanioidea. En el Cretácico medio están ya presentes todas las familias más importantes de la sección Parasitica, exceptuando los Cynipoidea cuya aparición se retrasa hasta finales del Mesozoico (Figura 3.1).

Muchos Aculeata aparecen en el Cretácico inferior, hace unos 100 a 125 millones de años. De este periodo datan los excepcionales yacimientos de insectos fósiles conservados en ámbar, encontrados recientemente en Peñacerrada (Alava) al norte de España, en los que los himenópteros se encuentran muy bien representados. Hace unos 95 millones de años, en el Cretácico superior, prácticamente se encuentran representadas todas las familias de himenópteros actuales. Ya en esta época resulta sorprendentemente moderna la entomofauna de himenópteros parasitoides, como lo prueban los excelentes yacimientos de fósiles en ámbar encontrados en Siberia y Norteamérica. También se encuentran representadas familias de aculeados como Bethyidae, Dryinidae, la subfamilia Masarinae de Vespidae y probablemente Mutillidae, aunque muchas otras familias no aparecen en el registro fósil (ámbar báltico) hasta hace unos 35 a 40 millones de años.

Según los datos de registros fósiles recopilados por Burnham (1978) y hallazgos más recientes de abejas sin

Figura 3.1 Representación de la edad geológica de la aparición de las superfamilias de Hymenoptera, reproducida de Wootton (1986), a su vez actualizada a partir de datos de Rasnitsyn (1980).



aguijón y hormigas (Michener y Grimaldi 1988a, b; Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000) los himenópteros sociales estaban ya presentes en el Cretácico superior. Las abejas aparecen como un grupo diverso en el registro fósil del ámbar báltico, en el Oligoceno superior (hace unos 30 millones de años), quedando así representadas todas las familias actuales de Apoidea en esta datación (Zeuner y Manning 1976). También están presentes en el ámbar báltico del Cenozoico prácticamente todos los grupos modernos de hormigas, con algunas excepciones.

Relaciones filogenéticas de Hymenoptera

La corta y relativamente reciente historia de los estudios de filogenia sobre Hymenoptera ha sido bien trazada, entre otros, por Whitfield (1998) cuyas bases seguimos aquí, con algunas modificaciones. Los primeros estudios rigurosos de filogenia de alto nivel taxonómico de Hymenoptera se deben a Königsman (1976, 1977, 1978a, 1978b) (Figura 3.2A). Aunque bajo la perspectiva actual estos trabajos son incompletos, con resultados relativamente pobres, tienen sin embargo el enorme mérito de haber sido pioneros que abrieron el camino a estudios subsiguientes y estimularon notablemente la investigación para resolver las incógnitas y problemas que los primeros dejaron planteados. Hay que esperar a los trabajos del ruso Rasnitsyn (1969, 1975, 1980, 1988) (Figura 3.2B), sólidamente apoyados en una im-

presionante colección de himenópteros fósiles y datos morfológicos de taxones actuales, para encontrar la primera filogenia de alto nivel de himenópteros bien resuelta. Debido a que los trabajos originales fueron publicados en lengua rusa, no causaron efecto inmediato en la comunidad científica, pero desde su publicación en inglés han tenido una enorme influencia y todos los trabajos posteriores se apoyan de uno u otro modo en ellos.

Entre los estudios posteriores de filogenia y evolución de Hymenoptera que se pueden resaltar, hay que citar los de Gibson (1985, 1993) basados sobre todo en morfología comparada del exoesqueleto torácico, el de Jonhson (1988) sustentado en el tipo de articulación de las coxas medias, los de Whitfield *et al.* (1989) y Heraty *et al.* (1994) ambos apoyados en la morfología y anatomía del tórax, y los del equipo de Donald Quicke que ha publicado algunos trabajos interesantes basados en la estructura del ovipositor, del mecanismo limpiador de las antenas, de los hámulos, del comportamiento de limpieza y de las sensilas (Quicke *et al.* 1992, 1994; Basibuyuk y Quicke 1995, 1997, 1999a,b). Whitfield (1998) repasa las cuatro propuestas más destacadas existentes de filogenia de alto nivel de Hymenoptera (Figura 3.2) y propone una filogenia de consenso (Figura 3.3), basada fundamentalmente en la interpretación de Rasnitsyn y modificada por los trabajos subsiguientes de algunos de los autores mencionados. Ronquist *et al.* (1999) reanalizan los caracteres propuestos por Rasnitsyn en 1988, y Sharkey y Roy (2002) reestudian esta propuesta de filogenia enfatizando la venación alar. Finalmente, en el campo de la sistemática molecular, la primera filogenia basada en datos moleculares de Hymenoptera (Figura 3.2D) fue publicada por Dowton y Austin (1994) usando secuencias de ácido ribonucleico del gen mitocondrial 16S ARNr, a las que siguieron datos de la enzima citocromo oxidasa I del gen mitocondrial (Dowton *et al.* 1997). Este campo experimenta en la actualidad un auge creciente y numerosos trabajos de filogenia de distintos grupos de Hymenoptera basados en datos moleculares se publican o están actualmente en marcha, como se evidencia en la numerosa relación de trabajos presentados dentro de esta temática en la «4th International Hymenopterists Conference» que se celebró en Australia (Campbell y Heraty 1999; Heraty *et al.* 1999; Woolley y La Salle 1999; Laurence *et al.* 1999).

Whitfield (1998) traza los patrones de evolución de los hábitos nutricios de las larvas de los himenópteros (Figura 3.7). Dowton y Austin (2001) realizan un análisis simultáneo (morfológico y molecular) en el orden. Las ideas más recientes en filogenia de Hymenoptera pueden leerse en Vilhelmsen (2003), Schulmeister (2003a, b) y Austin *et al.* (2003). Estas propuestas nos permitirán efectuar el comentario detallado de las distintas hipótesis sobre las relaciones de parentesco de las superfamilias de himenópteros que se han emitido hasta el momento.

Filogenia de los himenópteros basales («Symphyta»)

Los «Symphyta» fósiles más antiguos conocidos pertenecen a la familia Xyelidae. Estos insectos presentan un conjunto de rasgos arcaicos que aparentemente se han perdido en el resto de los himenópteros. Por ejemplo, presentan la venación más extensa y completa de todo el orden y su tórax es también muy primitivo —semejante al que presentan algunos neuropteroides— pues carecen del esclerito postespiracular que, en cambio, está presente en el resto de los himenópteros (Gauld y Hanson 1995a). Todos los estudios cladísticos realizados apoyan la hipótesis inicial de Rasnitsyn (1980) de que Xyelidae es el grupo ancestral del que derivan el resto de los himenópteros. Dicho autor postulaba, por otra parte, un origen difilético del orden a partir del ancestro Xyelidae que, por el contrario, no confirman estudios ulteriores.

Casi todos los estudios indican también la posición relativamente basal de los Tenthredinoidea, mientras que coinciden en la dificultad de resolución de los clados Pamphilioidea, Cephoidea más el conjunto de las líneas siricoides + orussoideas + apócritos, que se presentan como politomías no resueltas (Gauld y Hanson 1995b; Whitfield 1998) (Figura 3.4). Los restantes «sínfitos», excluidos Xyeloidea y Tenthredinoidea, aparecen como un grupo monofilético soportado por la posición y musculatura del labro, la presencia de un puente hipostomal y la ausencia de propatas en las larvas, aunque la posición de los Pamphilioidea es todavía incierta. Los dos grupos de sínfitos más convincentemente monofiléticos son los Pamphilioidea y los Cephoidea, mientras que Orussoidea es un taxón muy autoapomórfico que puede haber surgido de los Siricoidea (Gauld y Bolton 1988). Los últimos años han sido testigos de una serie de extensos y excelentes trabajos en filogenia de los himenópteros basales (Vilhelmsen 1996; 1997a, b; 1999; 2000a, b, c; 2001; Vilhelmsen *et al.* 2001; Jervis y Vilhelmsen 2000; Schulmeister 2003a, b; Schulmeister *et al.* 2002).

En su trabajo más reciente Vilhelmsen (2001) ratifica la monofilia de Hymenoptera y las superfamilias de «Symphyta» excepto «Siricoidea», y propone las siguientes relaciones: Xyeloidea + (Tenthredinoidea + (Pamphilioidea + (Cephoidea + Anaxyelidae + (Siricidae + (Xiphydriidae + (Orussoidea + Apocrita)))). Las relaciones más basales tienen un soporte débil y «Siricoidea» es parafilético. Vilhelmsen (2001) considera que hay buenas evidencias para las relaciones entre Orussoidea + Apocrita y la monofilia de Apocrita. Las relaciones dentro de Tenthredinoidea son menos claras, con dudas sobre la monofilia de Tenthredinidae y la posición de Diprionidae. Finalmente este autor sugiere que Anaxyelidae y Xiphydriidae pueden ameritar estatus de superfamilia.

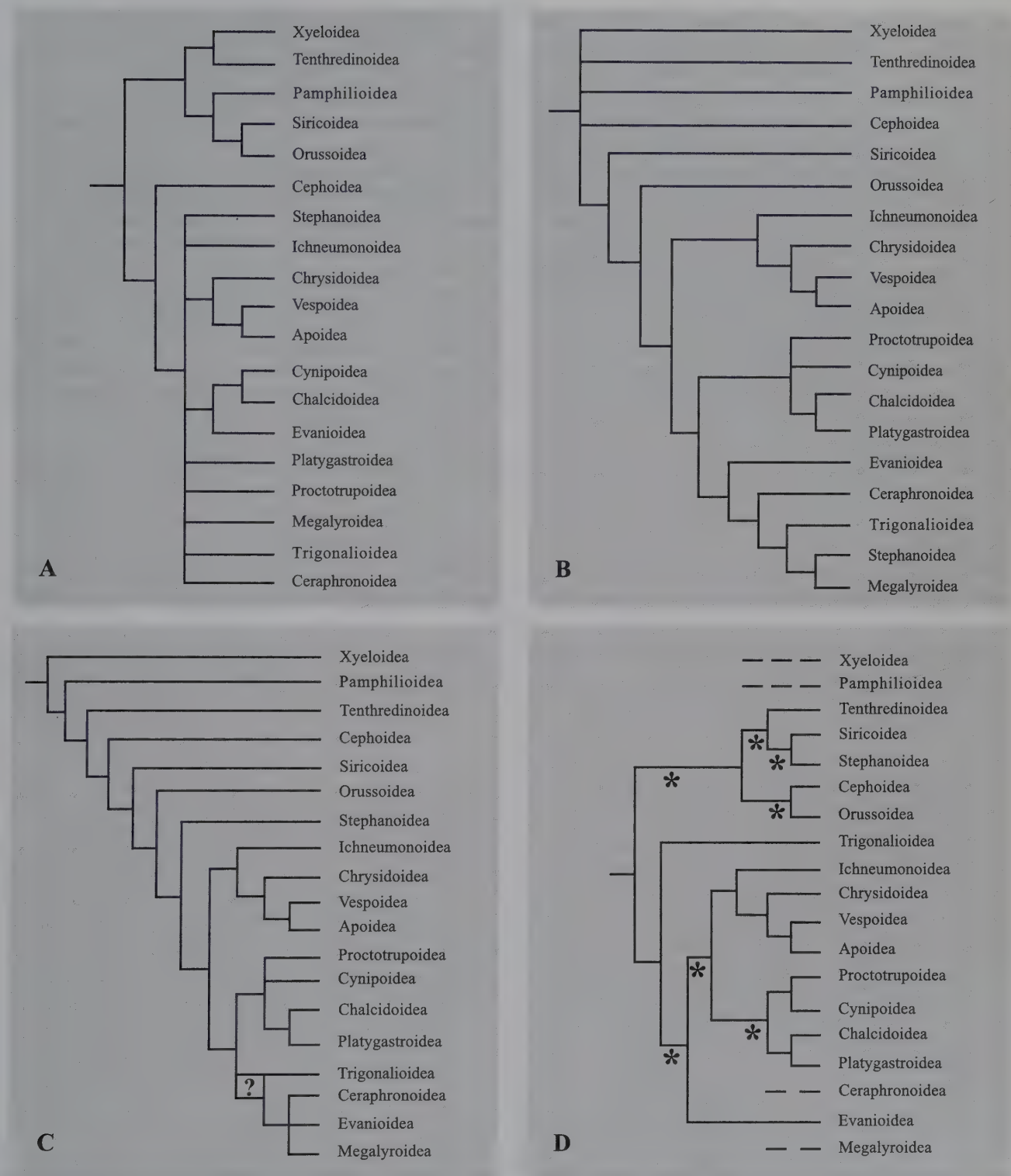


Figura 3.2 Reproducción tomada de Whitfield (1998) de cuatro de las más recientes y destacadas propuestas de filogenias de alto nivel de Hymenoptera, en las que originalmente se han simplificado los árboles para permitir comparaciones directas: **A.** Hipótesis de Königsmann (1976, 1977, 1978a, 1978b). **B** Hipótesis de Rasnitsyn (1988), basada en morfología comparada, hábitos biológicos y evidencias fósiles. **C.** Whitfield (1992), basada en las hipótesis de Rasnitsyn, pero modificada por nuevos datos de morfología comparada. **D.** Filogenia molecular obtenida a partir de datos de secuencias de 16S ADNm por Dowton y Austin (1994); en ésta última, los asteriscos indican ramificaciones soportadas por valores de «bootstrap» inferiores al 50% y las líneas discontinuas se refieren a taxones no examinados por estos autores.

Aún más recientemente Schulmeister *et al.* (2002) realizan el primer análisis simultáneo de los grupos basales de Hymenoptera usando datos de origen morfológico y molecular y análisis de sensibilidad. En este estudio en general se apoyan las conclusiones de Ronquist *et al.* (1999) y Vilhelmsen (2001, véase arriba), excepto en que Pamphilioidea aparece como grupo hermano de Tenthredinoidea y Anaxyelidae y Siricoidea aparecen como grupos monofiléticos (Siricoidea). La propuesta de estos autores es la siguiente: (Xyeloidea + (Tenthredinoidea *s.l.* + Pamphilioidea) + (Cephoidea + (Siricoidea + (Xiphydriidea + (Orussoidea + Apocrita)))). En cuanto a Tenthredinoidea estos autores proponen: (Blasticotomidae + (Tenthredinidae [incluye Diprionidae] + (Cimbicidae + (Argidae + Pergidae)))). En este trabajo se sigue la sugerencia de Vilhelmsen (2001) de ascender a superfamilia a Xiphydriidae y proponen los nombres **Unicalcarida** para el clado Siricoidea + (Xiphydriidea + (Orussoidea + Apocrita)) y **Vespina** para el clado Orussoidea + Apocrita.

Una conclusión común de las distintas hipótesis de relaciones filogenéticas de los «Symphyta» es el reconocimiento del hecho de que constituyen un conjunto artificial, parafilético, ya que para ser considerado monofilético tendría que incluir también los Hymenoptera Apocrita (Whitfield 1998).

Filogenia de los Apocrita

Prácticamente la totalidad de los especialistas están de acuerdo en que los himenópteros Apocrita surgieron de un sínfito antecesor, aunque existen discrepancias en cuanto a qué grupo concreto es el más cercano filogenéticamente. Se ha postulado que el grupo hermano de los Apocrita es el conjunto de Orussoidea y Cephoidea (Rasnitsyn 1980; Gibson 1985), pero en la actualidad la mayoría de las evidencias morfológicas existentes, basadas en el estudio del tórax (Gibson 1985), la articulación de las coxas medias (Johnson 1988) y la estructura del metaposnoto (Whitfield *et al.* 1989), señalan al primero de ellos como grupo hermano de los Apocrita (Gauld y Hanson 1995b; Whitfield 1998) (Figura 3.3). Hay que señalar sin embargo que, de todos los clados bien sustentados por datos morfológicos, el que agrupa Orussidae y el conjunto de los Apocrita es uno de los que contradice más los resultados basados en secuenciación de ADN mitocondrial (Dowton y Austin 1994; Dowton *et al.* 1997) (Figura 3.2D). Estos resultados moleculares indican una proximidad filogenética entre miembros de Siricoidea (*sensu lato*) y los Apocrita (Whitfield 1998). Sin embargo, los recientes estudios de Ronquist *et al.* (1999),

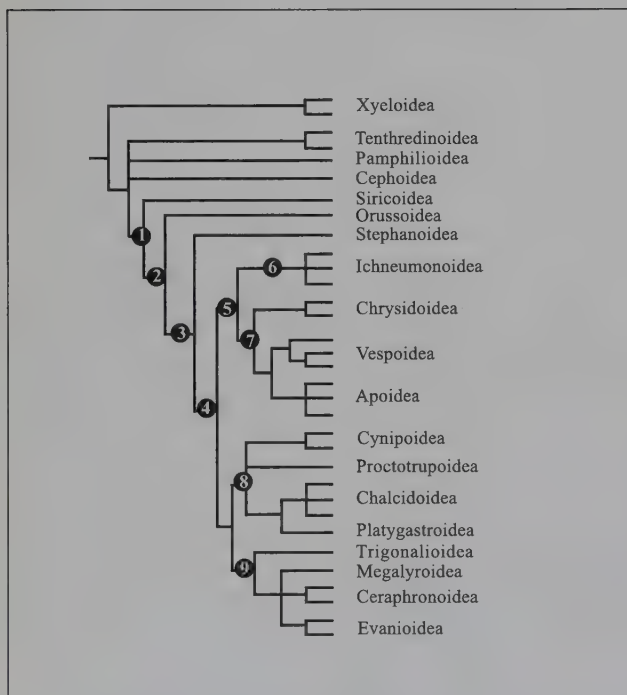


Figura 3.3 Filogenia intuitiva de consenso, elaborada por Whitfield (1998) a partir de las hipótesis previas de filogenias explicadas en la Figura 3.2. Los números indican nodos para los cuales se señalan las correspondientes sinapomorfias (para detalles, véase la referencia original citada).

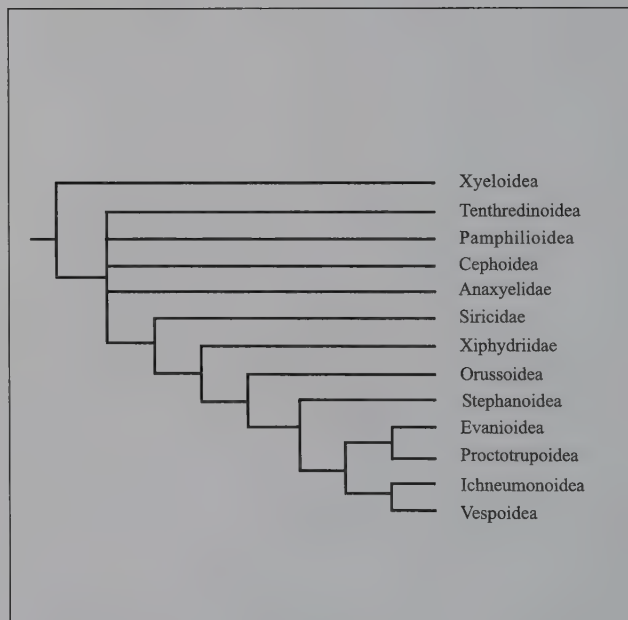


Figura 3.4 Interpretación de Gauld y Hanson (1995b) de las relaciones filogenéticas de los principales grupos de himenópteros, tomada fundamentalmente de Rasnitsyn (1988), pero dejando los estefánidos como Rasnitsyn (1980) y reemplazando el concepto de este autor, que postulaba un origen difilético del grupo a partir de Xyelidae, con la interpretación de Gibson (1993) que considera a Xyelidae el grupo más primitivo de Hymenoptera (=Siricoidea).

Vilhelmsen (2001) y Schulmeister *et al.* (2002) apuntan hacia la proximidad entre Orussoidea y Apocrita (véase lo expuesto más arriba). Vilhelmsen (2001) provee una lista de sinapomorfias para este clado, el cual puede considerarse robusto y la propuesta más aceptable a la luz de nuestro conocimiento en el orden.

Aunque el origen exacto de los Apocrita es incierto, parece claro que surgió de un grupo de «Symphyta» ortandro que retenía la función del ovipositor ancestral, dado que los Apocrita más primitivos actuales tienen un ovipositor barrenador. Según la hipótesis de Rasnitsyn (1980) los Apocrita se originaron en el Jurásico medio, hace unos 160 millones de años, a partir de las familias Karatavidae y Ephialtitidae, y en el Jurásico superior estaban ya presentes al menos ocho familias, incluyendo representantes de las superfamilias Evanioidea, Stephanoidea, Megalyroidea y Proctotrupoidea. La principal radiación de los Apocrita se produjo en el periodo Cretácico (65-135 millones de años) y al final de dicho periodo geológico estaban ya presentes todas las superfamilias y muchas de las familias actuales (Figura 3.1).

Las relaciones filogenéticas de los principales grupos de Apocrita aún están lejos de ser claramente resueltas y subsisten muchos conflictos y contradicciones en la distribución de los estados de carácter entre taxones del grupo. Incluso las relaciones entre superfamilias son oscuras y además la monofilia de algunas de ellas no ha sido aún claramente demostrada, por ejemplo los Proctotrupoidea posiblemente son polifiléticos y la posición de los Evaniidae

en relación a las restantes familias de Evanioidea es ambigua (Gibson 1985; Johnson 1988; Gauld y Hanson 1995b; Ronquist *et al.* 1999).

Como se mencionó antes, los trabajos de filogenia de los Apocrita más importantes son los de Rasnitsyn (1975, 1980, 1988), apoyados en datos muy completos paleontológicos y morfológicos. En su trabajo de 1980 dividió los Apocrita tradicionales en cuatro infraórdenes: Stephanomorphia, Evaniomorphia, Ichneumonomorpha y Vespomorpha. El primero incluía una única familia: Stephanidae, mientras que los Vespomorpha eran equivalentes a los Aculeata. Los Evaniomorphia comprendían los grupos evanioides, ceraphronoides, trigonálidos y megalyridos, mientras que los Ichneumonomorpha agrupaban icneumónidos, calcidoideos, proctotrupoideos y cinipoideos. En 1988 Rasnitsyn modificó su clasificación colocando a los proctotrupoideos, calcidoideos y cinipoideos en el grupo separado de los Proctotrupomorpha (Figura 3.5A), movió la familia Stephanidae al infraorden Evaniomorphia (Figura 3.5B) y presentó a la vez una modificación de su anterior concepto de los Ichneumonomorpha, considerando a los Ichneumonoidea grupo hermano de los Aculeata (Figuras 3.2B y 3.4). Esta concepción ha sido refrendada por otros autores (W. R. M. Mason, en documento no publicado; Quicke *et al.* 1992) considerando que los aculeados y los icneumónidos tienen una inserción similar del metasoma en el propodeo y ambos grupos tienen valvilli, estas son, estructuras aplanadas especializadas presentes en las primeras gonapófisis (Gauld y Bolton 1988; Gauld y Hanson 1995b).

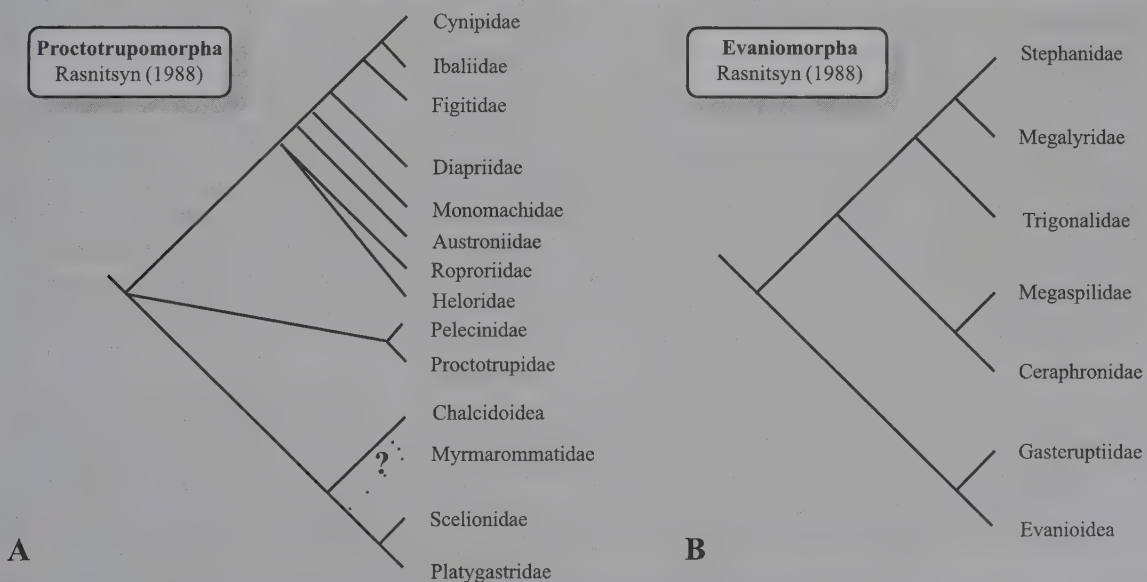


Figura 3.5 Cladogramas reproducidos de Whitfield (1992), en los que se representan las hipótesis de relaciones filogenéticas entre las familias de Proctotrupomorpha (A) y Evaniomorphia (B) (*sensu* Rasnitsyn 1988).

El estudio más reciente en filogenia de Apocrita es el de Dowton y Austin (2001), quienes usan análisis simultáneo molecular (unidades 16S del ADNr, 28S del ADNr y genes de la Citocromo Oxidasa 1) y morfológico. Estos autores muestran en su estudio a Proctotrupomorpha (con la mayoría de avispas endoparásitas) como grupo natural, a Proctotrupeoidea polifilético y a Evaniomorpha como un grado y no un clado. Un resultado intrigante de este estudio es que Aculeata aparece como basal dentro de Apocrita.

Filogenia de los grupos de «Parasítica»

Parasítica es una clásica división que engloba los grupos de Apocrita carentes de aguijón y que, en su gran mayoría, son parasitoides, si bien secundariamente incluye también algunos grupos fitófagos. Los estudios cladísticos realizados han demostrado que la división constituye un agrupamiento artificial de superfamilias de himenópteros por lo que su uso tiende a ser eliminado. Tradicionalmente, incluye las superfamilias Trigonalioidea, Megalyroidea, Evanioidea, Stephanoidea, Cynipoidea, Chalcidoidea, Proctotrupeoidea, Ceraphronoidea e Ichneumonoidea.

Algunos estudios (por ejemplo Dowton y Austin 1994), sugerían Stephanoidea (con sólo la familia Stephanidae) como el linaje más basal de Apocrita, contradiciendo su inclusión por Rasnitsyn (1988) en el grupo de los evaniomorfos (Figura 3.4). La monofilia de este último grupo (incluyendo Evaniidae, Aulacidae, Gasteruptionidae, Trigonalidae, Stephanidae, Megaspilidae y Ceraphronidae) fue una de las propuestas más sorprendentes de Rasnitsyn (1988), pero la base de apoyo para esta hipótesis, referida a datos morfológicos, es débil. El análisis basado en datos moleculares de Dowton *et al.* (1997) encuentra que los Evaniomorpha son monofiléticos solo si se excluyen las familias Trigonalidae y Stephanidae.

El análisis de Ronquist *et al.* (1999) soporta las relaciones de hermandad entre Ichneumonoidea y Aculeata (los cuales son el grupo más basal de Apocrita) y define un gran grupo monofilético, Proctotrupomorpha, que incluye todos los linajes de «Parasítica» excepto Megalyridae, Trigonalidae, Stephanidae, Gasteruptionidae y Evaniidae. Ceraphronoidea aparece como grupo hermano de Platygastroidea + (Chalcidoidea + Mymarommatoidae), y todo este clado aparece como grupo hermano de Diapriidae + Cynipoidea. «Proctotrupeoidea» aparece como grupo polifilético, en donde Roproniidae es la familia más basal de Proctotrupomorpha. Sin embargo, el reanálisis de Sharkey y Roy (2002) con énfasis en la venación alar demuestra que los caracteres no sustentan ninguna de estas agrupaciones.

El estudio más reciente de Dowton y Austin (2001) usando «evidencia total» disgrega Aculeata de Ichneumonoidea, coloca a Aculeata como el grupo más basal de Apocrita y coloca a (Megalyridae + Trigonalidae) como un grupo monofilético, grupo hermano de Stephanidae + el resto de Apocrita. Este «resto de Apocrita» se muestra con una politomía que no resuelve las relaciones entre tres grupos:

- Evanioideos más Ceraphronoidea;
- Ichneumonoidea
- (Maamingidae + (Monomachidae + Diapriidae)) como grupo hermano de (Cynipoidea + (Heloridae + (Vanhornidae + Proctotrupidae))) + (Chalcidoidea + Platygastroidea).

Las relaciones filogenéticas de los taxones del nivel familia dentro de los Proctotrupeoidea son controvertidas (Masner 1995; Naumann y Masner 1985; Whitfield 1998). Sin embargo, los estudios más recientes, tanto morfológicos como moleculares, sugieren la exclusión de los Ceraphronidae y Megaspilidae de los Proctotrupeoidea, como fue propuesto originalmente por Masner y Dessart (1967) y el reconocimiento de los Platygastroidea como una línea distinta de los Proctotrupeoidea y probablemente formando el grupo hermano de los Chalcidoidea (Figura 3.3). La filogenia de los Platygastroidea ha sido estudiada recientemente con base en el mecanismo del ovipositor (Austin y Field 1997; Austin *et al.* 2005).

La filogenia de nivel superior dentro de la superfamilia Chalcidoidea —enorme conjunto de himenópteros de gran importancia ecológica y económica, que agrupa entre 60.000 y 100.000 especies distribuidas en 20 familias y 89 subfamilias— ha sido muy estudiada en años recientes. Hay consenso casi general en considerar al grupo monofilético, siendo Platygastroidea su grupo hermano (Dowton y Austin 2001; Lino-Neto y Dolder 2001). A la vez, se está poniendo de manifiesto que algunas de las familias tradicionales de Chalcidoidea no son monofiléticas. Es el caso de los Pteromalidae, «cajón de sastre» que agrupa muchos taxones no ubicables en otras familias de calcidoideos, o de los Aphelinidae que pueden ser parafiléticos respecto a los Signiphoridae (Hanson y La Salle 1995; Whitfield 1998; Gibson *et al.* 1999).

En el nivel más basal del cladograma de los Chalcidoidea, Gibson (1986) encontró que la familia Mymarommatidae es posiblemente el grupo hermano de Chalcidoidea y que Mymaridae es, a su vez, el grupo hermano del resto de los Chalcidoidea. Siguiendo esta hipótesis, Gibson (1993) modificó más tarde la clasificación y elevó a los Mymarommatidae a la categoría de superfamilia, cambio que, en general, no ha sido seguido por otros autores. Woolley y La Salle (1999), basándose también en datos morfológicos, confirman que la agrupación más probable de dicho nivel

basal es (Mymarommatidae (Mymaridae (Rotoitidae (resto de los Chalcidoidea))))). Por otra parte, sus resultados indican la existencia de al menos cuatro líneas filéticas distintas de calcidoideos: un linaje compuesto por Eurytomidae, Chalcididae y Leucospidae, una línea «eulófida» compuesta por Eulophidae, Elasmidae y Trichogrammatidae, una línea «eupelmida» compuesta por Eupelmidae, Tanaostigmatidae y Encyrtidae y una línea «perilámpida» compuesta por Eucharitidae y Perilampidae. Adicionalmente, encuentran que las relaciones entre sí de Torymidae, Agaonidae y Ormyridae son difíciles de elucidar, al igual que las de Aphelinidae, Signiphoridae, Tetracampidae y Pteromalidae con otros calcidoideos.

En relación a la filogenia de Chalcidoidea cabe mencionar, por último, los numerosos trabajos basados en datos moleculares (casi siempre basados en secuencias de nucleótidos de ADN sinónimas de la región D2 del gen 28S ARNr) que distintos equipos llevan a cabo actualmente, y entre los que se cuentan los centrados en Chalcididae (Campbell y Heraty 1999), en el complejo Perilampidae/Eucharitidae (Heraty y Darling 1999), en Eulophidae (La Salle *et al.* 1999), en Agaonidae (Rasplus y Kerdelhué 1999) y en las relaciones de Aphelinidae y Signiphoridae (Woolley *et al.* 1999). Algunos de estos trabajos cuestionan claramente la monofilia de familias tradicionales de Chalcidoidea, como es el caso de Chalcididae, Eucharitidae, Agaonidae o Aphelinidae.

La superfamilia Cynipoidea, según los recientes estudios de Ronquist (1995, 1999), es un grupo claramente monofilético. De acuerdo con dicho autor, las relaciones con otros grupos de Apocrita no están claras aunque algunas evidencias sugieren que puede ser el grupo hermano de los Diapriidae (Proctotrupeoidea) (Figura 3.5A). Las relaciones filogenéticas más probables son (Austrocynipidae (Ibaliidae, (Liopteridae, (Figitidae (*sensu lato*), Cynipidae))))); las tres primeras familias formando el grupo de los macrocínipoides (*sensu* Ronquist 1995) y las dos últimas el de los microcínipoides. Recientemente Fontal-Cazalla *et al.* (2002) han explorado las relaciones filogenéticas al interior de los Eucolilinae, uno de los grupos de cinipoideos con más géneros y especies descritas.

Ichneumonoidea aparece en el análisis de Rasnitsyn (1988) (Figura 3.2B) como grupo hermano de los Aculeata, hipótesis que no refutan los resultados basados en datos moleculares de Dowton y Austin en 1994 (Figura 3.2D) pero sí los de 2001. La monofilia de los Ichneumonoidea, incluyendo sólo Ichneumonidae y Braconidae como grupos actuales, está apoyada por numerosas sinapomorfias, señaladas por Sharkey y Wahl (1992). Además, todos los datos de sistemática molecular publicados apoyan esa relación filogenética, aunque Quicke *et al.* (1999) encontraron algunas incongruencias significativas entre los resultados basados en caracteres morfológicos y los resultados moleculares, que atribuyeron a la inclusión en el análisis morfológico de caracteres ligados a la biología y potencialmente convergentes.

Filogenia de los Aculeata

Bajo la denominación de aculeados se agrupa una gran diversidad de himenópteros que presenta un origen evolutivo común (Brothers 1975, 1999; Carpenter 1986, 1999; Gauld y Bolton 1988; Goulet y Huber 1993; Brothers y Carpenter 1993; Hanson y Gauld 1995). Este origen común es demostrado por la presencia en todos los aculeados de una característica diagnóstica clara: la existencia de un aguijón que apareció sólo una vez a lo largo de la evolución del grupo. Las propuestas más recientes (Ronquist *et al.* 1999; Dowton y Austin 2001) colocan a los aculeados como un grupo basal en Apocrita.

Clásicamente se han reconocido siete superfamilias de aculeados: Chrysidoidea (=Bethylidae), Tiphioidea (=Scolioidea), Formicoidea, Pompiloidea, Vespoidea, Sphecoidea y Apoidea (Richards 1977; Krombein *et al.* 1979). En los años setenta la aplicación de métodos cladísticos supuso las primeras opiniones contrarias a esta clasificación (Brothers 1975) y el establecimiento progresivo entre los distintos especialistas de una clasificación donde el número de superfamilias es ostensiblemente menor. En general, se reconocen tres superfamilias: Chrysidoidea, Vespoidea y Apoidea y se incluyen las antiguas superfamilias Pompiloidea, Formicoidea y varias familias de los antiguos Tiphioidea en la superfamilia Vespoidea (siguiendo a Brothers 1975), mientras que los tradicionales Sphecoidea y Apoidea se han dividido en una a varias familias (Bohart y Menke 1976; Krombein *et al.* 1979; Michener 2000; Amarante 2001). Parece existir un consenso general, a la luz de los estudios cladísticos realizados, de que las tres superfamilias arriba mencionadas son claramente monofiléticas (Brothers 1999). Gauld y Bolton (1988) listan las características diagnósticas para cada una de las superfamilias.

Las relaciones filogenéticas en las superfamilias de aculeados están bastante bien conocidas en comparación con muchos de los grupos del antiguo conjunto «Parasítica» (Brothers 1999; Brothers y Carpenter 1993; Carpenter 1999). La superfamilia Chrysidoidea presenta una relación de grupo hermano con el clado formado por las superfamilias Apoidea + Vespoidea (Figura 3.3). En la filogenia de los Chrysidoidea (Figura 3.9), los Plumariidae representan al grupo de crisídidos más basales. Carpenter (1999) propone las siguientes relaciones dentro de Chrysidoidea: Plumariidae + (Scolebythidae + ((Bethylidae + Chrysididae) + (Sclerogibbidae + (Embolemidae + Dryinidae)))).

Las principales diferencias entre las clasificaciones dentro de Apoidea tienen que ver con la alta diversidad en morfología y comportamiento que presentan los esfécidos *s. l.* y los ápidos (Tabla 5.1). Gauld y Bolton (1988) sugieren

la definición de dos familias dentro de los Apoidea por presentar ambos caracteres derivados compartidos, la familia Apidae para incluir a todas las abejas y abejorros —con la demostración reciente de la monofilia de estos últimos (Druart y Rasmont 1999)— y la familia Sphecidae para todas las avispas cavadoras. No obstante, es señalada la posibilidad de que Sphecidae sea un grupo parafilético con respecto a Apidae (Figura 3.6). Goulet y Huber (1993) dividen los Apoidea en dos grupos: los Apiformes, entre los que incluyen como familias muchas de las subfamilias incluidas en Apidae por Gauld y Bolton (1988), y los Spheciformes, entre los que incluyen muchas de las subfamilias implicadas en Sphecidae por Gauld y Bolton. El estudio de Melo (1999) demuestra la parafilia de los esfécidos *s. l.* y divide a estas avispas en tres familias: Ampulicidae, Sphecidae *s. str.* y Crabronidae; Amarante (2001) sólo acepta dos, Sphecidae (incluyendo Ampulicidae) y Crabronidae. Brothers (1999) muestra la siguiente relación al interior de la superfamilia: Heterogynaidae + (Ampulicidae + (Sphecidae + (Crabronidae + Apidae *s. l.*))). Las relaciones entre las abejas son menos claras a pesar de los excelentes trabajos en filogenia de abejas de lengua larga (Roig-Alsina y Michener 1993) y lengua corta (Alexander y Michener 1995). En una de las figuras de filogenia interna de abejas, Michener (2000: Figura 20.1b) muestra a Stenotritidae como el grupo de abejas más basal, grupo hermano de Colletidae + (Halictidae + (Andrenidae + (Melittidae + (Megachilidae + Apidae)))). Sin embargo Michener (2000) acepta que existen aún importantes incertidumbres en nuestro entendimiento de la filogenia de las abejas.

Varios autores han trabajado para esclarecer las relaciones de parentesco entre las distintas familias de los Vespoidea (Figura 3.10). Los Vespoidea son divididos prácticamente en las mismas familias definidas por Gauld y Bolton (1988), salvo Eumenidae y Masaridae, que son

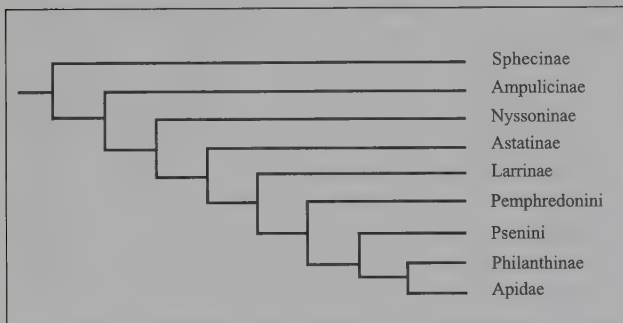


Figura 3.6 Hipótesis de relaciones filogenéticas de algunas tribus y subfamilias de esfécidos y los Apidae. Se ha demostrado la monofilia de todos los taxones del cladograma excepto de Nyssoninae. Reproducida de Gauld y Hanson (1995b), a su vez modificada de Alexander (1992).

consideradas dos subfamilias de Vespidae. Hanson y Gauld (1995) tratan la clasificación de los aculeados de una manera similar a la de Gauld y Bolton. Brothers (1999) presenta la síntesis más actualizada sobre las relaciones internas dentro de las familias de Vespoidea y dentro de algunas subfamilias. Es clara la relación de grupo hermano de los Sierolomorphidae con el resto de la superfamilia. En el resto de los Vespoidea se han propuesto dos clados: Tiphidae + (Sapygidae + Mutillidae) y (Pompilidae + Rhopalosomatidae) + (Bradynobaenidae + (Formicidae + (Scoliidae + Vespidae))).

Historia evolutiva de los modos de vida y comportamiento en el orden Hymenoptera

No se conoce nada de los hábitos tróficos de los precursores de los himenópteros del periodo Pérmico y es muy difícil determinar el tipo de alimentación de la larva ancestral de los himenópteros dada la diversidad de modos de vida de los linajes basales del orden (Vilhelmsen 1997b) (Figura 3.8). Como ya se ha comentado, la radiación adaptativa de los himenópteros ancestrales, sínfitos fitófagos similares a la

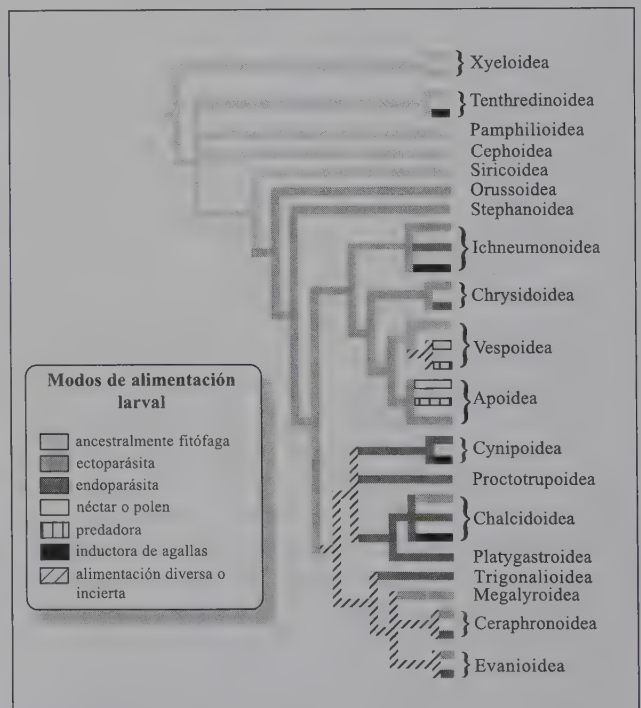


Figura 3.7 Hipótesis más parsimoniosa de evolución de los tipos de alimentación de la larva de Hymenoptera, trazados sobre la filogenia de la Figura 3.3. Tomada de Whitfield (1998).

actual familia Xyelidae, es muy antigua pues se remonta al principio del Paleozoico. Es interesante resaltar que esta radiación evolutiva se produjo antes de que tuviera lugar la de los lepidópteros o la de otros grupos importantes de insectos fitófagos como los coleópteros crisomélidos, por lo que los himenópteros ancestrales pueden haber jugado un papel esencial en la primitiva explotación del recurso de las plantas por los insectos Endopterygota (Wootton 1986).

Un cambio evolutivo trascendental en el devenir futuro del orden se produjo por la transición de la fitofagia al parasitismo. El comportamiento parasitoide fue probablemente una innovación de los himenópteros, y la espectacular diversificación de los Parasitica desde finales del Jurásico y a lo largo del periodo Cretácico refleja las enormes posibilidades de este modo de vida. Esto ha sido determinante para que en la actualidad el tipo de vida parasitoide constituya el componente mayoritario de la diversidad de los Hymenoptera y uno de los más numerosos del conjunto de los insectos. Un último paso evolutivo importante de los himenópteros fue la adquisición de la capacidad asociada para el comportamiento complejo. Este paso hizo posibles los métodos depredadores especializados de los Aculeata carnívoros —que se diversificaron junto con los «Parasitica» en el Cretácico— y finalmente condujo al comportamiento eusocial. La culminación de este comportamiento está representada por las complejas sociedades de abejas y hormigas, sin parangón en todo el reino animal.

Evolución de los «Symphyta»

Hace unos 135 a 200 millones de años, en el Jurásico, la fauna de himenópteros estaba dominada por especies de las superfamilias Xyeloidea, Siricoidea y Pamphilioidea —todas ellas fitófagas— que probablemente estaban asociadas con pteridófitos, gimnospermas y otros grupos de plantas no vasculares que formaban parte de la vegetación dominante de aquel tiempo (Gauld y Hanson 1995b). Muchos de los representantes actuales de dichos grupos de sínfitos viven en las regiones entre templadas y frías del globo, asociados con coníferas.

Rasnitsyn (1980) postuló la existencia de dos líneas evolutivas en los «Symphyta»: una línea Tenthredinoidea de hábitos tróficos exofíticos, —esto es, con tendencia a alimentarse de la planta externamente— caracterizada morfológicamente por larvas con ocelos (*stemmata*) ubicados dorsalmente con respecto a las antenas, y adultos con oviposidores cortos, especializados en cortar los tejidos vegetales en los cuales efectúan la puesta; un segundo linaje o línea evolutiva comprendería los restantes «Symphyta» (Los Orthandria) y los Apocrita, y se caracterizaría por una posición posteroventral, en relación con las antenas, de los *stemmata* en la larva y por una tendencia de ésta a vivir internamente (hábito endofítico). Sin embargo, esta hipótesis de Rasnitsyn sobre dos líneas filéticas en el origen de los himenópteros no está apoyada

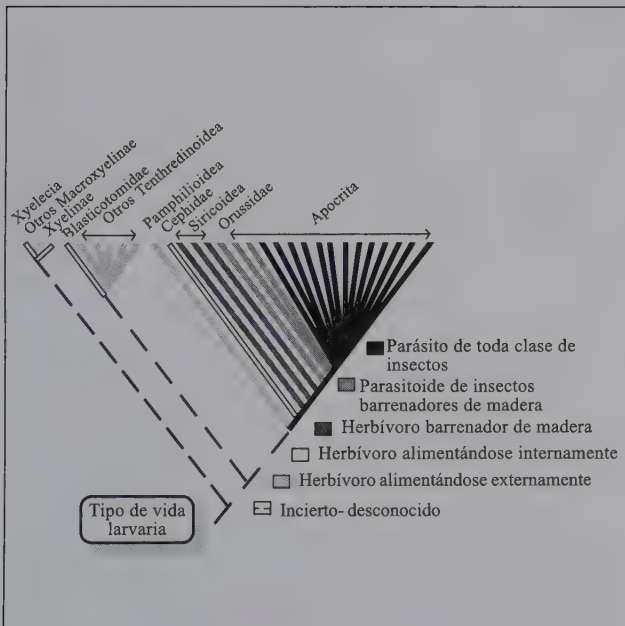


Figura 3.8 Interpretación de Vilhelmsen (1997b), con información compilada de Smith y Middlekauff (1987) y Gauld y Bolton (1988), del tipo de vida de la larva en los linajes basales de Hymenoptera.

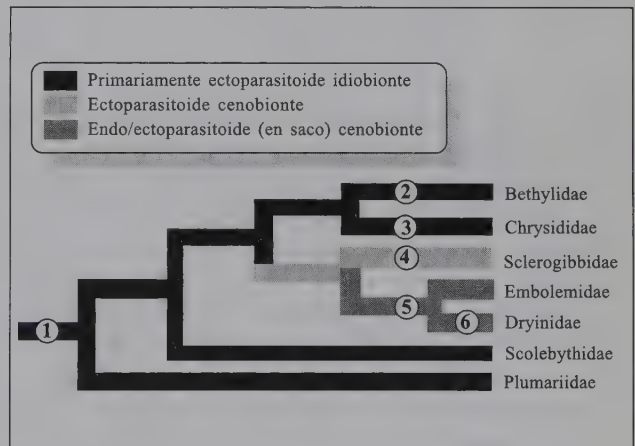


Figura 3.9 Hipótesis de historia evolutiva de los Chrysidoidea: 1. Explotación de coleópteros hospederos en el suelo, hojarasca y madera podrida (hábitat ancestrales). 2. Explotación de coleópteros en los hábitat ancestrales, pero algunos grupos atacan larvas de lepidópteros en situaciones similares. 3. Explotación de hospederos ocultos en los hábitat ancestrales. 4. Atacando Embiidina en los hábitat ancestrales. 5. Atacando Auchenorrhyncha en situaciones ancestrales. 6. Explotando Auchenorrhyncha en situaciones expuestas. Como en muchos otros grupos de parasitoides, la evolución de la cenobiosis ha favorecido aparentemente la explotación de hospederos no ocultos (Gauld y Hanson 1995d).

por resultados de estudios posteriores (Gauld y Hanson 1995b).

Se ha especulado sobre cual pudiera ser el tipo de alimentación de las larvas en las líneas filéticas primitivas de sínfitos (en cuanto a si comían externa o internamente en las plantas a las que estaban asociados), pero, como ha hecho notar Vilhelmsen (1997b) (Figura 3.8), esto no es fácil de determinar dado que los linajes basales de himenópteros, especialmente los Xyelidae, presentan actualmente una gran variedad de estilos de vida: algunos macrosielinos se alimentan externamente de las hojas de árboles deciduos mientras que otros xiélidos se alimentan internamente de yemas o renuevos de abeto o de conos fructíferos de pinos (Smith y Middlekauff 1987; Vilhelmsen 1997b). Más aún, el tipo de alimentación externa de los Xyelidae actuales no puede ser calificado de ancestral ya que se alimentan de angiospermas, cuyo registro fósil solo llega hasta el Cretácico inferior, mientras que los primeros xiélidos se remontan al Triásico. Muchos Tenthredinoidea se alimentan externamente — bastantes de angiospermas— y se podría especular que su diversificación se produjo junto al de este grupo de plantas. Sin embargo, una familia de tentredinoides, los Blasticotomidae, es barrenadora en helechos, de modo que el tipo ancestral de alimentación de los tentredinoidea no puede establecerse con certeza (Vilhelmsen 1997b).

La evolución del parasitismo en los Apocrita

Prácticamente hay unanimidad entre los distintos autores en apoyar la hipótesis, postulada por primera vez por Rasnitsyn (1988), de que la aparición del parasitismo en los himenópteros tuvo lugar por única vez en el ancestro común de los Orussidae + Apocrita, cuyo hospedero probablemente fue una larva de un insecto xilófago que realizaba galerías en la madera y, al menos en parte, comía hongos (Vilhelmsen 1997b, 2001; Whitfield 1998; Dowton y Austin 2001) (Figuras 3.7 y 3.8). Se cree que la transición de la larva del modo de vida fitófago al parásito probablemente tuvo lugar a través de una vía intermedia barrenadora de madera.

La habilidad para dirigir la puesta de los huevos hacia hospederos con modos de vida encerrados, tales como hábitat en galerías de la madera o agallas de plantas, estaba ya presente en grupos de sínfitos siricoides y orussoides gracias a la forma aciculada de su ovipositor. Este aspecto se apoya en el hecho de que las larvas de Orussidae y de las familias primitivas de Apocrita (Stephanidae y Megalynidae), parasitan larvas de insectos barrenadores de madera lo que sugiere que este era el modo de vida ancestral de los Apocrita.

Más aún, en algunas de las principales líneas de Apocrita, como por ejemplo en los Cynipoidea, los miembros primitivos están asociados con hospederos barrenadores de madera. Una vez adquirido, el estilo de vida parasitoide permitió una gran radiación de los himenópteros Apocrita utilizando toda clase de insectos como hospederos, lo que dio lugar a una gran parte de la diversidad actual en el grupo.

Una adaptación clave en la evolución de los Apocrita fue el desarrollo de una modificación morfológica en la articulación del tórax y el abdomen que dio como resultado el complejo propodeo-metasoma. Esta modificación permitiría a la hembra efectuar la puesta directamente sobre el hospedero, mientras que, por el contrario, los Orussidae, únicos sínfitos parasitoides que retienen aún la forma primitiva de articulación tórax-abdomen de los linajes primitivos de himenópteros, se limitan a efectuar la puesta en las galerías

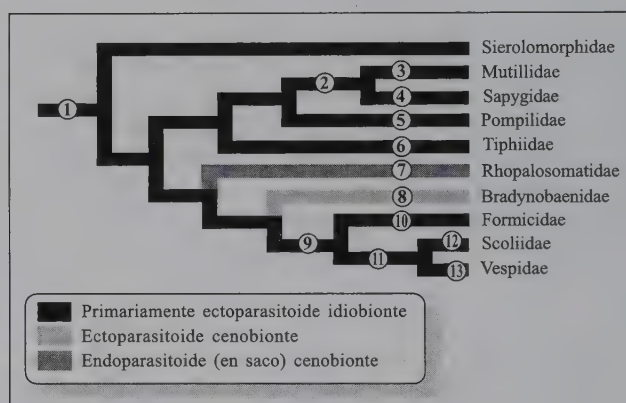


Figura 3.10. Hipótesis de la historia evolutiva de los Vespoidea: 1. Explotación de un único artrópodo hospedero (probablemente un coleóptero inmaduro) en el suelo (hábitat ancestral). 2. Explotación de un único himenóptero aculeado inmaduro en las celdas del hospedero en el hábitat ancestral. 3. Explotación de algunas especies de hospederos en otras situaciones o atacando otros estados inmaduros en lugares cerrados. 4. Otras especies explotan hospederos en otras situaciones. 5. Explotación de una araña en el hábitat ancestral, aunque muchas especies ocultan la presa en lugares distintos para buscarla posteriormente; gran cantidad de especies construyen celdas y algunas son ectoparasitoides cenobiontes de arañas activas. 6. Una especie ataca y busca posteriormente grilotálpidos en el hábitat ancestral y algunas atacan hospederos ancestrales en galerías de la madera. 7. Explotando grillos en el hábitat ancestral. 8. Atacando Solifugae inmaduros en el hábitat ancestral (sólo una especie conocida con esta biología). 9. Búsqueda posterior del hospedero (presa). 10. Conducta eusocial, atacando muchos y variados artrópodos en el hábitat ancestral, aunque muchas especies en hábitat distintos, y/o usando hongos o vegetales como alimento. 11. Construcción y sellado de celdas que contienen el hospedero (presa). 12. Explotación de un único hospedero ancestral en el hábitat ancestral. 13. Atacan varios insectos hospederos que se encuentran en el hábitat ancestral después de haber realizado la puesta, aunque hay muchas especies que explotan diferentes hábitat y en algunas se da la conducta social. La construcción de nidos complejos ha evolucionado independientemente en Pompilidae, Vespidae y Formicidae. Reproducido a partir de Brothers (1999).

producidas por su hospedero y ha de ser la larva quien lo busque activamente (Naumann 1991).

Todos los indicios apuntan a que la forma ancestral de parasitismo era externa mientras que el endoparasitismo surgió más tarde (Figura 3.7). Las hembras adultas de muchas de las líneas basales de Apocrita son capaces de usar veneno para paralizar al hospedero temporal o permanentemente. Esta habilidad, por lo que se conoce, está bastante extendida entre los Apocrita y probablemente se desarrolló tempranamente (Gauld y Bolton 1988; Robertson 1968; Tobias 1976). En los pocos casos estudiados, se ha comprobado que la inducción de parálisis permanente o incluso la producción de la muerte por la acción de venenos inyectados por los parasitoides, es ancestral o primitiva respecto a otros efectos más sutiles, como la producción de parálisis temporal, que aparecen más tarde.

El parasitismo externo se encuentra en los clados basales dentro de los Orussoidea, Stephanoidea, Ichneumonoidea y Aculeata, ectoparasitoides de hospederos que viven en el interior de las plantas, frecuentemente en galerías de troncos (Figura 3.7). La superfamilia Megalyroidea y bastantes integrantes de las superfamilias Evanioidea, Chalcidoidea y Ceraphronoidea son también ectoparasitoides (Figura 3.7). Sin embargo, los macrocinipoideos primitivos (Cynipoidea: Ibaliidae y Liopteridae) son endoparasitoides a pesar de que atacan hospederos dentro de galerías en madera. El endoparasitismo es el tipo de parasitismo predominante en los grupos más evolucionados de Ichneumonoidea y Chalcidoidea, y la norma en todos los Proctotrupeoidea y Platygastroidea (Figura 3.7).

En la evolución del parasitismo entre los himenópteros ha sido clave el desarrollo de dos estrategias o comportamientos distintos: la estrategia cenobionte y la idiobionte, términos propuestos por Askew y Shaw (1986) que han sido casi universalmente aceptados. Los parasitoides **idiobiontes** paralizan completamente el desarrollo de sus hospederos en el momento de la puesta y sus larvas consumen un recurso alimentario inmóvil e indefenso. Por lo general suelen ser ectoparasitoides que atacan larvas de artrópodos, aprovechando que éstas viven encerradas, o en situaciones en las que gozan de cierto grado de protección frente al ambiente externo. Los parasitoides **cenobiontes** adoptan una estrategia distinta que consiste en no paralizar a sus hospederos una vez que la hembra adulta del parasitoide ha efectuado la puesta sobre ellos. A diferencia de los idiobiontes, permiten que la larva del hospedero continúe su desarrollo mientras el parasitoide se alimenta de los órganos no vitales. La mayoría de los cenobiontes son endoparasitoides y atacan larvas de artrópodos que viven en situaciones más expuestas al ambiente externo.

En algunos grupos de «Parasitica» se encuentran comportamientos notables en el tipo de parasitismo que practican. Se pueden citar entre otros los casos de poliembriónia

que presentan algunos Encyrtidae, con miles de embriones desarrollándose de un solo huevo, casos de primeros estadios larvales móviles (planidia) en Eucharitidae o los casos de asociación con virus heredables y partículas semejantes a virus que, entre otros efectos, comprometen la respuesta inmune del hospedero (Gauld y Bolton 1988; Whitfield 1998; Edson *et al.* 1981; Rizki y Rizki 1990). Una última variación extrema en el parasitismo que merece destacarse, es el modo de vida inusual que han adoptado los Trigonalioidea cuyas especies efectúan la puesta sobre el tejido de algunas plantas y dependen de que los huevos sean comidos por larvas de lepidópteros o himenópteros sínfitos. Típicamente, los huevos sólo se desarrollarán si la larva es posteriormente parasitada o comida por otro insecto (ocasionalmente moscas taquínidias) aunque en algunos casos se desarrollan directamente en la larva sínfita (Gauld y Bolton 1988).

Evolución de los modos de vida de los Aculeata

Como se ha podido demostrar por los distintos análisis cladísticos publicados hasta el momento, el evento evolutivo que dio origen a los primeros aculeados fue la adquisición gradual de un aguijón venenoso a partir del ovipositor de algún ancestro «sínfito». En la historia evolutiva de los aculeados ha sido importante el desarrollo de cuatro características biológicas: el mecanismo de puesta, la provisión parental de comida para la larva, la dieta de la larva y el mecanismo de determinación sexual (Gauld y Bolton 1988; Gauld y Hanson 1995c). Veámos:

• **El mecanismo de puesta.** En el sínfito antecesor de los Apocrita la hembra poseía unas glándulas asociadas al ovipositor cuyas excreciones durante la puesta hacían más susceptible el sustrato para el desarrollo de sus larvas. En algún momento de su historia evolutiva, estas glándulas se transformaron y comenzaron a producir veneno que paralizaba la presa y permitía transportarla viva, pero inmóvil, como alimento para la larva. En el transcurso de la evolución el ovipositor de los aculeados acabó usándose únicamente en la inoculación del veneno, que terminó por desarrollarse también como arma defensiva incluso contra grandes vertebrados.

Actualmente, la función defensiva del aguijón se realiza por medio de dos estrategias evolutivas distintas: una defensa inmediata gracias al dolor producido por la picadura y una defensa posterior debida a la toxicidad del veneno (Schmidt 1999). Incluso en algunos linajes el veneno pasó a tener la capacidad no sólo de paralizar al hospedero, sino de modificar su conducta para favorecer el ciclo del parasitoide.

● **La provisión parental de comida para la larva.** El antecesor de los himenópteros presentaba una dieta larval vegetariana y así los primeros himenópteros realizaban la puesta en tejidos vegetales que proporcionaban el alimento a la larva. En el transcurso de la evolución de estos grupos se produjo el salto a la dieta larvaria carnívora. La hembra buscaba activamente otros artrópodos, que por lo general permanecían ocultos en distintos nichos del ecosistema, en los que colocaba un huevo y que servían de alimento a la larva (ectoparasitismo). El siguiente evento evolutivo fue atacar artrópodos no ocultos, siguiendo dos estrategias evolutivas diferentes. Paralizar al hospedero con un veneno potente y transportarlo a lugar seguro o reducir el poder del veneno para permitir el desarrollo del hospedero después de la puesta. Como el hospedero debe ser suficientemente grande para asegurar el completo desarrollo de la larva del himenóptero parasitoide, esto representaba un peligro potencialmente importante para la hembra en el momento de realizar la puesta. Este hecho supuso una presión suficientemente grande como para que tuvieran lugar otras dos estrategias evolutivas distintas en el transcurso de la evolución del grupo: poner el huevo sobre, o más comúnmente, en el interior de la larva del artrópodo hospedero o construir un nido donde se llevan artrópodos pequeños paralizados.

En general se puede considerar que los aculeados son parasitoides idiobiontes ecto o endoparasitoides, que usan un nido como principal estrategia evolutiva, para evitar que los hospederos muertos o paralizados sean devorados por especies necrófagas presentes en el ecosistema. La principal característica distintiva de los Aculeata dentro de los Apocrita es la transformación de un ovipositor funcional en un aguijón venenoso para la captura de presas así como para la defensa. Una posible vía de evolución hacia la aparición del aguijón a partir del ovipositor pudo ser que el propio imago se introducía en el sustrato en busca del hospedero, dejando de utilizar el ovipositor para la puesta del huevo (Gauld y Bolton 1988). La aparición de un aguijón venenoso, junto con el desarrollo de métodos de transporte de diferentes presas al nido, posibilitó la explotación de hospederos de vida libre. Esto generó una posterior radiación adaptativa, con el resultado de distintos modos de vida establecidos como estrategias evolutivas exitosas; por ejemplo, en muchas especies la construcción de los nidos supuso una modificación del hábitat.

Entre las especies que se adaptaron a la construcción de un nido fueron importantes dos estrategias evolutivas. Ciertas especies realizaban un aprovisionamiento en masa; esto es, la hembra introducía suficiente cantidad de alimento en el nido antes de comenzar el desarrollo larvario, para después sellarlo. Pero un paso evolutivo importante significó la existencia de especies que producían un aprovisionamiento progresivo. La hembra surtía el nido, según el estado larval, hasta la culminación de su desarrollo. Esto supone

que la hembra debía estar más tiempo en contacto con la larva.

Entre los Aculeata también encontramos casos que no pueden considerarse como idiobiontes ectoparasitoides. Los drínidos son un ejemplo de cenobiontes endo/ectoparasitoides de ninfas de homópteros (Auchenorrhyncha) (Figura 3.9). Las avispas y hormigas sociales no pueden considerarse idiobiontes al alimentar a sus larvas con alimento macerado de origen animal. Otros ejemplos incluyen las abejas sociales y solitarias que tienen una dieta vegetal a base de néctar y polen, y las especies de abejas cleptoparásitas (que parasitan a otras especies cercanas filogenéticamente al ocupar sus nidos y aprovechar los recursos aportados por la hembra propietaria del nido) que alimentan a sus larvas con materia vegetal derivada de los nidos de las abejas parasitadas.

● **La dieta de la larva.** Como se señaló antes, la aparición de la dieta carnívora de la larva desde una dieta vegetariana, en un momento dado de la evolución del grupo, marcó el desarrollo de las estrategias evolutivas de búsqueda y aprovechamiento de artrópodos presentes en el ecosistema.

● **El mecanismo de determinación sexual.** El mecanismo haplodiploide de determinación del sexo ha posibilitado el desarrollo de sociedades muy complejas o verdaderas sociedades, caracterizadas por la presencia de castas con división del trabajo donde las hembras son diploides, ponedoras fértiles (reinas) o trabajadoras estériles, mientras que los machos son haploides y sólo contribuyen a la fecundación de las reinas.

Los aculeados más primitivos, representados por los crisídidos, tienen un modo de vida parasitoide (Figura 3.9). Las líneas más primitivas son idiobiontes ectoparasitoides (parasitoides o predadores) de coleópteros. La radiación adaptativa se produjo al darse la explotación de distintos tipos de hospederos y con diferentes estilos de vida, como lepidópteros u homópteros, tanto de vida libre como de hábitos endofíticos.

En los Vespoidea se observa una historia evolutiva caracterizada por atacar una gran diversidad de hospederos en hábitat muy distintos (Figura 3.10). Entre los pompílidos, véspidos y formícidos se da una construcción de nidos complejos y, en los dos últimos, la existencia de verdaderas sociedades. El desarrollo evolutivo de las sociedades tiene su origen en la adopción de un nido comunal por parte de varias hembras fértiles de especies solitarias. Existen dos rutas distintas por las que se trata de explicar el desarrollo de verdaderas sociedades (definidas por división del trabajo y la existencia de castas), las rutas parasocial y subsocial, que suponen la adquisición gradual de la organización eusocial; según el orden de obtención de estas características eusociales se habla de una u otra ruta (Gauld y Bolton 1988).

Se deben desarrollar tres condiciones en un nido comunal para que se convierta en una verdadera sociedad: la condición cuasisocial —varias hembras reproductoras comparten cuidados parentales en el nido comunal—, la condición semisocial —varias hembras parentales de la misma generación comparten el cuidado parental y cierta división del trabajo— y la condición eusocial —la condición semisocial se extiende a dos o más generaciones por la duración reproductora de las hembras parentales—. Se produce entonces una fuerte diferenciación entre hembras reproductoras (reinas) y hembras asistentes (trabajadoras), que provoca la aparición de castas diferenciadas morfológicamente. Parece que el origen de las sociedades se ha producido varias veces en el seno de los aculeados, al menos en las familias Formicidae (Gauld y Bolton 1988) y Vespidae (Schmitz y Moritz 1999).

En la historia evolutiva de los Apoidea se dan estrategias claramente definidas en cada una de las divisiones, esfeciformes y abejas, pero en la mayoría de los casos existe un nido donde se desarrolla la larva. Parece que en los Apoidea se desarrolló originariamente el comportamiento de la construcción del nido antes de capturar la presa. La ausencia de nido que se da en algunas especies de *Chlorion* (Sphecidae), o su construcción después de la captura, son comportamientos derivados subsecuentemente (Melo 1999). Los esfécidos *s. l.* primitivos presentan un estado intermedio entre aprovisionamiento progresivo y en masa. En primer lugar se introduce una presa con un huevo. Cuando la larva comienza a alimentarse se introducen rápidamente suficientes presas y se sella el nido. Los esfécidos *s. l.* más avanzados sólo añaden presas al nido cuando el estado de desarrollo de la larva lo requiere. Hay especies que tienen varios nidos a la vez con larvas en distintos estados de desarrollo y especies que presentan un cuidado parental primitivo, consistente en que la hembra macera la presa para alimentar a la larva.

Las abejas solitarias están emparentadas cercanamente con los esfécidos *s. l.* Etológicamente, pueden ser consideradas como esfécidos especializados con una alimentación larvaria a base de polen y néctar. Exceptuando las especies de abejas cleptoparásiticas, todas las abejas construyen

nidos, frecuentemente compuestos de varias cámaras larvarias aprovisionadas en masa con polen y néctar, mientras que las abejas sociales presentan un nido eusocial con aprovisionamiento progresivo.

Perspectivas

Una hojeada a las múltiples propuestas referentes a la filogenia de Hymenoptera muestra algunos avances pero también muchos problemas sin resolver (Grimaldi y Engel 2005). Puesto que el grupo es altamente autoapomórfico, es difícil proponer caracteres adecuados que puedan brindar luces sobre, por ejemplo, la posición de algunos grupos basales en conflicto (como Anaxyelidae). A pesar de la impresionante serie de trabajos apoyados en la cladística y en «datos moleculares», hay poca concordancia entre las diferentes propuestas de los autores. Vilhelmsen (2003) muestra cierto consenso en las relaciones de los grupos basales, aunque hay problemas sin resolver (como la filogenia interna de Tenthredinoidea). La situación dentro de Apocrita es aún más desalentadora, pues, con excepción del clado Proctotrupomorpha, hay poco consenso entre las diferentes propuestas (Austin *et al.* 2003). Grupos como Aculeata, Ichneumonoidea, Ceraphronoidea y Trigonalioidea cambian de un lugar a otro dentro de la filogenia de Hymenoptera, en algunos casos ocupando posiciones contrastantes entre una y otra propuesta. Austin *et al.* (2003) abriga la esperanza de que el nuevo megaproyecto de filogenia morfológica y molecular en este grupo de insectos (con más de 500 caracteres morfológicos y secuencias de cinco genes) pueda ofrecer, en cinco años, una nueva y robusta filogenia.

Agradecimientos

A Antonio Melic (Sociedad Entomológica Aragonesa) por su permiso para reproducir y actualizar el capítulo de Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla (1999) para esta publicación.

Literatura citada

- Alexander, B. A. 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecids wasps. (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:25-61.
- Alexander, B. A. y C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* 55:377-424.
- Amarante, S. T. P. 2001. A synonymic catalog of the Neotropical Crabronidae and Sphecidae. (Hymenoptera: Apoidea) *Archivos de Zoología* 37(1):1-139.
- Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264, en: Waage, J. Y. y D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Austin, A. D. y S. A. Field. 1997. The ovipositor system of scelionid and platygastroid wasps (Hymenoptera: Platygastroidea): comparative morphology and

- phylogenetic implications. *Invertebrate Taxonomy* 11:1-87.
- Austin, A., M. Dowton y A. Deans. 2003. The pattern of relationships among superfamilies of apocritan Hymenoptera derived from recent morphological and molecular analyses. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):164-165.
- Austin, A., N. F. Johnson y M. Dowton. 2005. Systematics, evolution and biology of scelionid and platygastid wasps. *Annual Review of Entomology* 50:553-582.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zoologica Scripta* 24:157-77.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1997. Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications. *Journal of Natural History* 31:1563-1585.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999a. Grooming behaviours in the Hymenoptera (Insecta): potential phylogenetic significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:349-382.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999b. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta* 28:51-67.
- Bohart, R. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the world. A generic revision*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, CA.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *The University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-250.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Burnham, L. 1978. Survey of social insects in the fossil record. *Psyche, Cambridge* 85(1):85-113.
- Campbell, B. C. y J. Heraty. 1999. Phylogenetic utility of secondary structures of the D2 region of 28S rRNAs of chalcidoids: non-monophyly of Chalcididae, p. 29, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-232.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:9911-9915.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, CO1 and morphology in the Hymenoptera: Apocrita-evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Dowton, M., A. D. Austin, N. Dillon y E. Bartowsky. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evanomorpha. *Systematic Entomology* 22:245-255.
- Druart, E. y P. Rasmont. 1999. A new method to produce phylogenetic trees applied to the phylogeny of bumble bees (Hymenoptera: Apidae), p. 32, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Edson, K. M., S. B. Vinson, D. N. Stoltz y M. D. Summers. 1981. Virus in a parasitoid wasp: suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. *Science* 211:582-83.
- Fontal-Cazalla, F. M., M. L. Buffington, G. Nordlander, J. Liljeblad, P. Ros-Farré, J. L. Nieves-Aldrey, J. Pujade-Villar y F. Ronquist. 2002. Phylogeny of the Eucloinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) *Cladistics* 18:154-199.
- Gauld, I. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995a. The order Hymenoptera, pp. 4-6, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995b. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera, pp. 138-156, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995c. Important biological features in the evolution of the order, pp. 28-32, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995d. Introduction to the chrysidoid families, pp. 464-465, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro- and mesothoracic characters important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-443.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae and Mymaromatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1993. Groundplan structure and homology of the pleuron in Hymenoptera based on a comparison of the skeletomusculature of Xyelidae (Hymenoptera) and Raphidiidae (Neuroptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165:165-187.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymaromatidae – a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Goulet, H. y J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in Cretaceous amber

- from New Jersey (Hymenoptera: Formicidae), and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3248:1-48.
- Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Hanson, P. E. y J. La Salle. 1995. The Chalcidoid families. Introduction, pp. 266-272, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Heraty, J. M. y D. C. Darling. 1999. Relationships of eucharitids and perilampids: Where do we go from here?, p. 37, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Heraty, J. M., J. B. Woolley y D. C. Darling. 1994. Phylogenetic implications of the mesofurca and mesopostnotum in Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 3:241-277.
- Heraty, J. M., B. Campbell y J. Y. Rasplus. 1999. Evolutionary transitions within Chalcidoidea inferred from analysis of 28S-D2 rDNA, p. 37, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Jervis M. y L. Vilhelmsen. 2000. The occurrence and evolution of nectar extraction apparatus among Hymenoptera «Symphyta». *Biological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Johnson, N. F. 1988. Midcoxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81:870-881.
- Königsmann, E. 1976. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. *Deutsche Entomologische Zeitung* 23:253-79.
- Königsmann, E. 1977. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: Symphyta. *Deutsche Entomologische Zeitung* 24:1-40.
- Königsmann, E. 1978a. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitung* 25:1-55.
- Königsmann, E. 1978b. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitung* 25:365-435.
- Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). 1979. *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. 3 vols. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Labandeira, C. C. y T. L. Phillips. 1996. A carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93:8470-8474.
- La Salle, J. N., N. Gauthier, D. L. J. Quicke y H. C. J. Godfray. 1999. Phylogeny of the Eulophidae: morphological, molecular and biological perspectives, p. 44, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Laurenne, N. M., D. Carmean, J. Muona y D. L. J. Quicke. 1999. A preliminary molecular phylogeny of the basal apocritan families based upon the D2 expansion region of 28S rDNA, p. 68, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Lino-Neto J. y H. Dolder. 2001. Ultrastructural characteristics of the spermatozoa of Scelionidae (Hymenoptera, Platygastroidea) with phylogenetic considerations. *Zoologica Scripta* 30:89-96.
- Masner, L. 1995. The proctotrupoid families, pp. 209-246, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Masner, L. y P. Dessart. 1967. La réclassification des catégories taxonomiques supérieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Bulletin Insitute Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 43:1-33.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of ten major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Natural History Museum University of Kansas* 14:1-55.
- Michener, C. D. 2000. *Bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Michener, C. D. y D. A. Grimaldi. 1988a. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey. *American Museum Novitates* 2917:1-10.
- Michener, C. D. y D. A. Grimaldi. 1988b. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86:6424-6426.
- Naumann, I. D. 1991. Hymenoptera (wasps, bees, ants, sawflies), pp. 916-1000, en: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*. Vol. 2. Melbourne University Press, Melbourne.
- Naumann, I. D. y L. Masner. 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: a new family from Australia and a key to world families. *Australian Journal of Zoology* 33:761-83.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera, pp. 459-474, en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.). *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Vol. monográfico SEA, No. 26, Zaragoza.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton y S. Ingram. 1992. Phylogenies implications of the structure and distribution of the ovipositor valvilli in the Hymenoptera (Insecta). *Journal of Natural History* 26:587-608.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonidae. *Journal of Natural History* 28:635-82.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, D. G. Notton, R. Belshaw, G. Broad y K. Dolphin. 1999. Morphological and molecular phylogenetics of Ichneumonidae, p. 50, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists*

- Conference. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Rasnitsyn, A. P. 1969. The origin and evolution of the lower Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 174:1-195.
- Rasnitsyn, A. P. 1975. Early evolution of the higher Hymenoptera (Apocrita). *Zoologicheskii Zhurnal* 54:848-860.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 174:1-191.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Rasplus, J. Y. y C. Kerdelhué. 1999. The polyphyletic origin of fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): Successive exploitations of a mutualism, p. 51, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Richards, O. W. 1977. Hymenoptera: Introduction and key to families. 2nd Edition. *Handbook for the Identification of British Insects* 6(1):1-100.
- Rizki, R. M. y T. M. Rizki. 1990. Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 87:8388-8392.
- Robertson, P. L. 1968. A morphological and functional study of the venom apparatus in representatives of some major groups of Hymenoptera. *Australian Journal of Zoology* 16:133-66.
- Roig-Alsina, A. y C. D. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin* 55:124-162.
- Ronquist, F. 1995. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 20:309-335.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28:139-164.
- Ronquist F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:3-12.
- Schmidt, J. O. 1999. What's in a sting: Truth, trickery and deceit in the name of survival, p. 53, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Schmitz, J. y R. F. A. Moritz. 1999. Molecular evolution in social wasps, p. 54, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Schulmeister, S. 2003a. Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering of characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:209-243.
- Schulmeister, S. 2003b. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:245-275.
- Schulmeister S., W. C. Wheeler y J. M. Carpenter. 2002. Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18:455-484.
- Sharkey, M. J. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Sharkey, M. J. y A. Roy. 2002. Phylogeny of Hymenoptera: A reanalysis of the Ronquist *et al.* 1999 reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31:57-66.
- Smith, D. R. y W. W. Middlekauff. 1987. Suborder Symphyta, pp. 618-649, en: Stehr, F. D. (ed.). *Immature insects*. Vol. 1. IA: Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Tobias, V. I. 1976. Establishment and development of the capacity to paralyze the victim in Parasitica and wasps (Hymenoptera. Apocrita). *Entomological Review* 55:30-61.
- Vilhelmsen, L. 1996. The preoral cavity of lower Hymenoptera (Insecta). Comparative morphology and phylogenetic significance. *Zoologica Scripta* 25:143-170.
- Vilhelmsen, L. 1997a. Head capsule concavities accommodating the antennal bases in Hymenoptera pupating in wood: possible emergence-facilitating adaptations. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 26:129-138.
- Vilhelmsen, L. 1997b. The Phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. *Zoological Systematic and Evolutionary Research* 35:49-70.
- Vilhelmsen, L. 1999. The occipital region in the basal Hymenoptera (Insecta): a reappraisal. *Zoologica Scripta* 28:75-85.
- Vilhelmsen, L. 2000a. Before the wasp-waist: Comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). *Zoomorphology* 119:185-221.
- Vilhelmsen, L. 2000b. Cervical and prothoracic skeleto-musculature in the basal Hymenoptera (Insecta): Comparative anatomy and phylogenetic implications. *Zoologischer Anzeiger* 239:105-138.
- Vilhelmsen, L. 2000c. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology. *Zoologica Scripta* 29:319-345.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Vilhelmsen, L. 2003. Toward a consensus: Latest results from simultaneous analysis of the basal hymenopteran lineages. *Entomologische Abhandlungen* 61(2):162-163.
- Vilhelmsen L., N. Isidoro, R. Romani, H. H. Basibuyuk y D. L. J. Quicke. 2001. Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenal organ, ovipositor apparatus, and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology* 121:1-22.
- Whalley, P. E. S. y E. A. Jarzembowski. 1985. Fossil insects from the lithographic limestone of Montsech (late Jurassic-early Cretaceous) Lérida Province, Spain. *Bulletin of the British Museum Natural History (Geol.)*

- 38(5):381-412.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, Q. D. Wheeler y J. M. Carpenter. 2001. The Phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17:113-169.
- Whitfield, J. B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:3-14.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-73.
- Whiting, M. F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta* 31:3-15.
- Whiting, M. F., J. N. Carpenter, Q. D. Wheeler y W. C. Wheeler. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* 46:1-68.
- Woolley, J. B., J. M. Heraty, M. Hayat y A. Polaszek. 1999. Phylogenetic structure and relationships of Aphelinidae and Signiphoridae from combined morphological and molecular evidence, pp. 60-61, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Woolley, J. B. y J. La Salle. 1999. Phylogenetic structure and classification of Chalcidoidea: An overview, p. 61, en: *Abstracts of the 4th International Hymenopterists Conference*. January 6-11th, Canberra, Australia.
- Wootton, R. 1986. Paleontology and phylogeny, pp. 3-7, en: Cribb, P. W. (ed.). *The Hymenopterist's handbook*. The Amateur Entomologists' Society, Hanworth, Middlesex.
- Zeuner, F. E. y F. J. Manning. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the British Museum Natural History (Geology)* 27(3):151-268.

CAPÍTULO 4

Estructura y glosario

J. T. Huber, M. J. Sharkey y F. Fernández

Esta es una guía para familiarizar al lector con las familias de Hymenoptera, y no un «tratado» en morfología del orden. Los términos usados en las claves son definidos e ilustrados en el glosario. Se ofrece un breve vistazo a la morfología de Hymenoptera, acompañado de dibujos de cuerpos y alas de los grandes grupos del orden, para orientar al lector.

En taxonomía de Hymenoptera encontramos una plétora de nombres morfológicos (varios de

ellos sinónimos). Esto se debe en parte a la lenta evolución en la propuesta y uso de nombres y a que diferentes términos han sido aplicados a las mismas estructuras (homólogas) en varios grupos. Como consecuencia de esto, una estructura dada puede tener varios nombres y un término puede aplicarse a distintas estructuras. Como veremos más adelante, esta confusión es más evidente en los nombres aplicados a la venación alar.

Publicaciones recomendadas

Aunque está fuera del alcance de este libro revisar críticamente todos los términos aplicados a Hymenoptera, citamos las siguientes publicaciones que pueden ayudar a aclarar la terminología utilizada en grupos específicos:

- **A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta)** (Ross 1937): Referencia para morfología de los «sínfitos».
- **Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): a biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species** (Bouček 1988): Incluye una discusión detallada de los términos usados en taxonomía de calcidoideos.
- **Bees of the World** (Michener 2000): Incluye secciones sobre morfología de abejas.
- **Hymenoptera: introduction and key to families** (Richards 1977): Una detallada revisión de la morfología y terminología en Hymenoptera.

• **Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae** (Brothers 1975): Incluye el primer análisis cladístico de Aculeata, con una discusión detallada de caracteres.

• **Principles of insect morphology** (Snodgrass 1935): Obra general en morfología de insectos.

• **Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibalidae)** (Ronquist y Nordlander 1989): Se describe con detalle una especie, con una discusión sobre su estructura y términos en relación con los otros himenópteros.

• **Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)** (Gibson *et al.* eds. 1997): Claves detalladas, con muchas ilustraciones y una minuciosa sección de terminología.

• **Sphecid wasps of the world: a generic revision** (Bohart y Menke 1976): El capítulo de morfología, especialmente la sección de venación de las alas y la lista de sinónimos de varios términos, es útil para quien esté interesado en los Hymenoptera con aguijón.

- **The ants** (Hölldobler y Wilson 1990): Incluye una detallada sección de morfología de hormigas.
- **The genera of Ichneumonidae, Part I** (Townes 1969): Incluye un glosario ilustrado de términos usados en icneumonidos.
- **The Hymenoptera** (Gauld y Bolton 1988): Incluye un capítulo sobre morfología de Hymenoptera.
- **The Torre Bueno glossary of entomology** (Nichols 1989): El libro más completo sobre términos entomológicos.
- **A dictionary of entomology** (Gordh y Headrick 2001): Presenta terminología actualizada.

Orientación del cuerpo

Para su estudio, los himenópteros deben montarse en seco y de manera uniforme. Especímenes pequeños se montan en triángulos (en papel libre de ácido), y se pegan de tal forma que la mitad izquierda del ejemplar esté completamente visible (es decir, cuando está bajo estudio al estereoscopio por este costado, la cabeza apunta a la izquierda del observador). Igualmente, en vista dorsal el cuerpo debe estar visible, con las alas extendidas para observar sus venas y

celas sin dificultad. Ejemplares grandes pueden atravesarse hacia la parte derecha del mesoscuto.

Los términos relacionados con la posición se ilustran en la Figura 4.1, y se definen a continuación. Es conveniente describir rasgos de cada parte de las patas como si estas estuvieran extendidas horizontalmente y en ángulos rectos con respecto al eje del cuerpo.

- **Anterior.** En dirección a la cabeza o hacia el extremo de la cabeza, del cuerpo o de la estructura.
- **Posterior.** Hacia o en el extremo de atrás del cuerpo o estructura.
- **Dorsal.** Hacia arriba, o arriba, o superficie superior del cuerpo o estructura.
- **Ventral.** Hacia o en la parte inferior, o superficie inferior del cuerpo o estructura.
- **Medial/mediano.** Hacia o en el centro, o área o línea central del cuerpo o estructura.
- **Lateral.** Hacia o en el costado del cuerpo, o el margen o borde de una estructura.

Para los apéndices (partes bucales, antenas, alas, patas, genitalia):

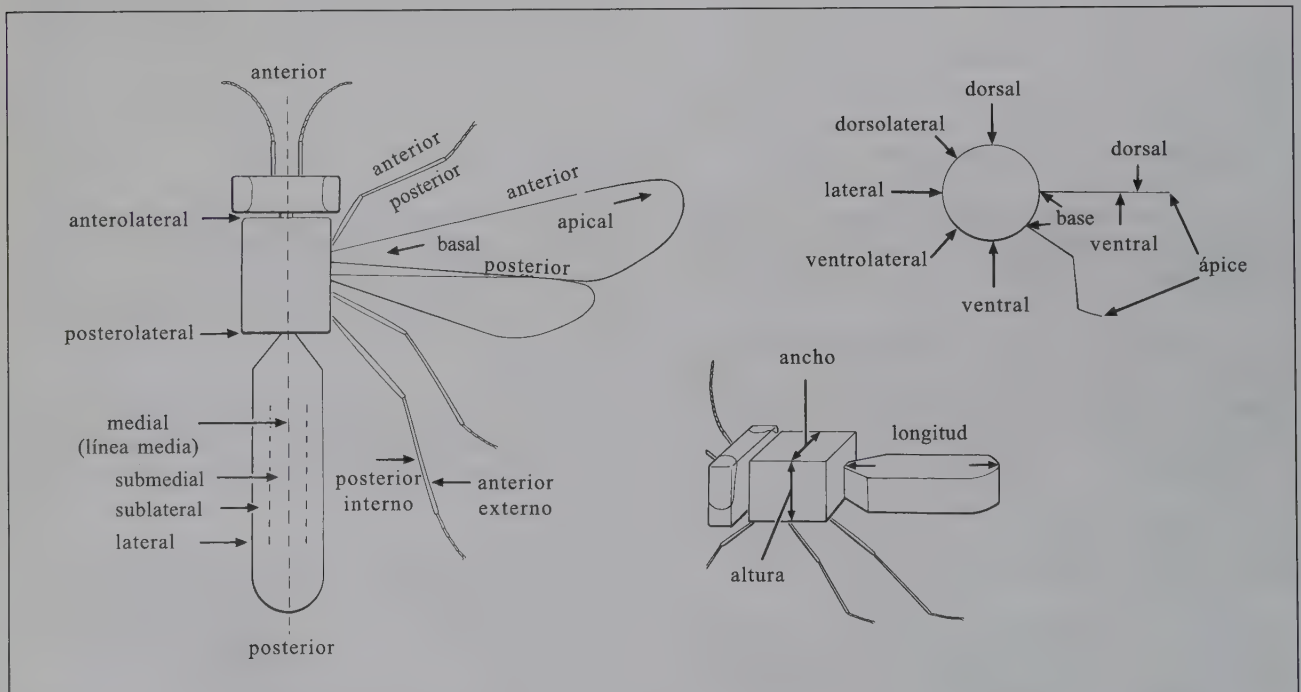


Figura 4.1 Terminología usada en las claves para las posiciones relativas.

● **Apical.** El extremo más distante del cuerpo (ápice); en o hacia la punta (distal).

● **Basal.** El extremo más cercano al cuerpo (base); en o hacia la base (proximal).

● El prefijo **sub** (o **semi**) puede añadirse para describir un atributo cerca del extremo, por ejemplo, subapical, sublateral, semibasal.

● **Longitud, ancho y altura** (no profundidad) y sus adjetivos (largo, ancho y alto) se usan cuando se dan medidas o proporciones de una estructura. Profundidad se usa sólo cuando se describen ciertos tipos de escultura. Más información sobre orientación en Mackerras (1970) y Scholtz y Holm (1985).

Morfología

Cabeza, antena y partes bucales

(Figuras 4.2 y 4.3)

La **cabeza** es la división anterior del cuerpo del insecto. Su forma es como una caja rectangular de seis lados con su eje longitudinal orientado por lo general verticalmente y las partes bucales dirigidas ventralmente (condición hipognata). La posición de las diferentes partes se describe para una cabeza orientada en esta forma. La cabeza se divide en seis áreas, las cuales algunas veces se subdividen (Figura 4.2). El tamaño relativo de estas áreas varía en gran medida y frecuentemente se define y demarca con ciertas diferencias dentro de los variados grupos de Hymenoptera. Puntos útiles de referencia son los **tórulos** (= inserciones o alveolos antenales) anteriormente, ojos compuestos lateralmente, ocelos dorsalmente, foramen magno posteriormente, y la cavidad oral ventralmente. El borde del foramen magno está articulado con la propleura, conectando la cabeza con el resto del cuerpo.

La superficie anterior de la cabeza, desde la cavidad oral hasta el ocelo anterior y entre los ojos compuestos, es el **rostro**, o cara en sentido amplio. El rostro usualmente se subdivide en al menos tres áreas: **clípeo**, **cara** (en sentido estricto) y **frente** (Figura 4.2A). El **clípeo** (que no debe confundirse con el labro) es el área ventral a los h. a. t. y dorsal al labro (si el labro no es visible, entonces es el área inmediatamente arriba, sobre el margen de la cavidad oral). Las esquinas dorsolaterales –o márgenes laterales– del clípeo incluyen los **hoyuelos anteriores tentoriales** (h. a. t.), los cuales son pequeños, frecuentemente inconspicuos y están localizados a cada lado. Una línea que va de inconspicua

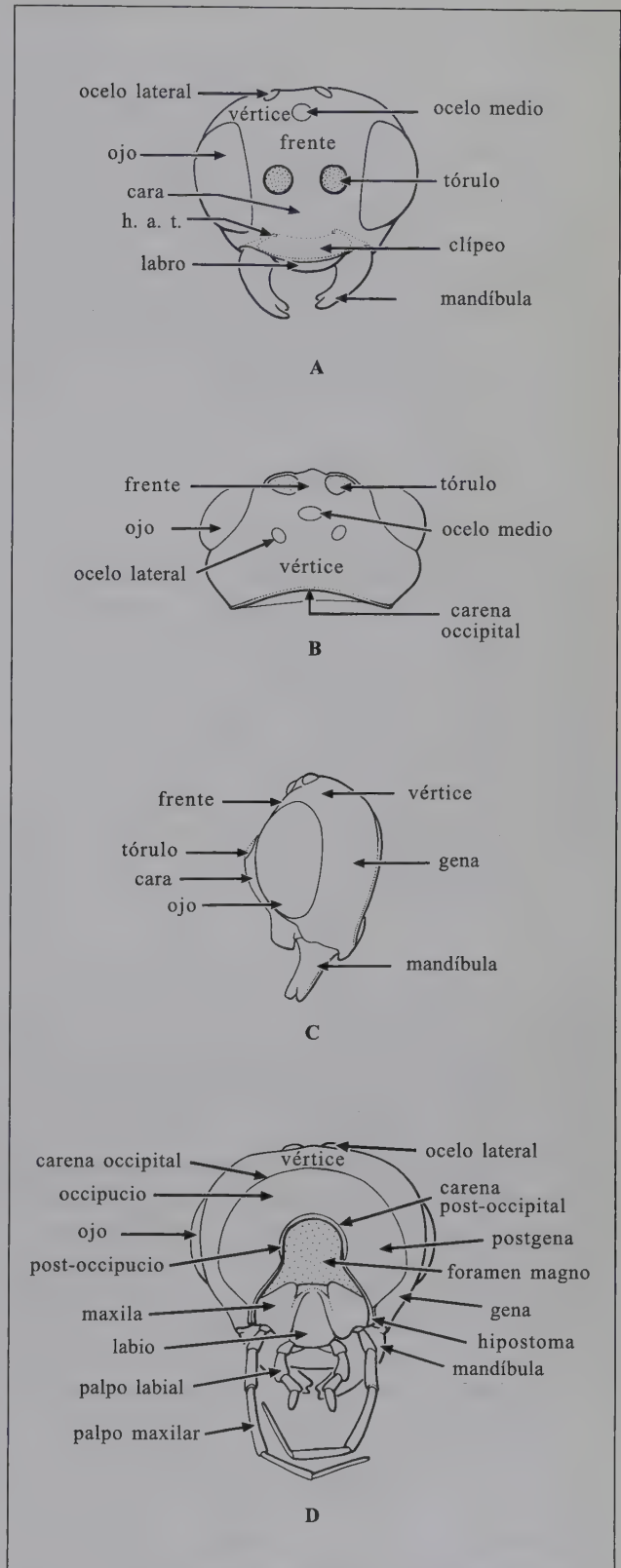
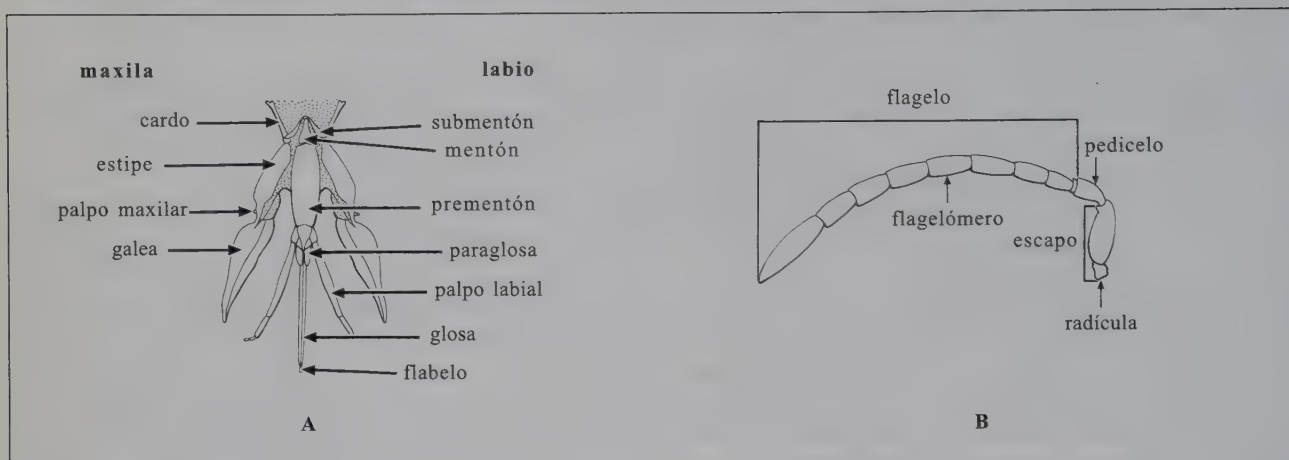


Figura 4.2 Cabeza de *Zele* sp. (Braconidae): **A** vista anterior; **B** vista dorsal; **C** vista lateral; **D** vista posterior.

Figura 4.3: A. Partes bucales de *Apis* sp. (Apidae), vista dorsal; B. Antena de *Macroneura* sp. (Eupelmidae).



a claramente visible (surco epistomal), entre y debajo de los hoyuelos, indica las márgenes dorsal y lateral del clipeo. La **cara** (en sentido estricto) es el área medial, encima y algunas veces no diferenciada del clipeo. El margen dorsal de la cara se define por una línea transversa imaginaria al nivel de los márgenes ventrales de los tórulos. La **frente** es el área dorsal, sobre la cara. El margen dorsal de la frente se define por una línea transversa imaginaria entre los ojos compuestos al nivel del margen anterior del ocelo medio. La superficie dorsal de la cabeza, entre las márgenes dorsales de los ojos compuestos e incluyendo los ocelos, es el **vértice** (Figura 4.2B, C). El vértice se define anteriormente por el margen dorsal de la frente y posteriormente por la carena o surco occipital. Si no hay carena o surco, el vértice se define posteriormente por una línea imaginaria entre los ojos compuestos al nivel de los márgenes posteriores de los ocelos laterales, o por el punto más alto de la cabeza detrás de los ocelos laterales, si los ocelos están más abajo que el área de la cabeza posterior a estos.

La superficie posterior de la cabeza se divide en cinco áreas, no necesariamente todas presentes o bien definidas en las especies: **occipucio**, **postoccipucio**, **postgena**, **gena**, e **hipostoma** (Figuras 4.2C, D). El occipucio es la parte dorsal entre el surco occipital o carena (cuando está presente), y el surco o carena postoccipital. La parte ventral entre estos dos surcos es la **postgena**. El **postoccipucio**, delgado y en forma de anillo está entre el surco o carena postoccipital y el foramen magno. La **gena** es el área ventral o lateral debajo y detrás del ojo y en frente del surco o carena occipital, cuando está presente. La gena está delimitada anteriormente por una línea imaginaria entre el ápice ventral del ojo compuesto y la articulación anterior de la mandíbula. Si la carena o surco occipital está ausente, el occipucio emerge con el vértice y puede considerarse como el área entera (excluyendo el postoccipucio) sobre el foramen, y la gena como el área entera lateral o debajo del foramen. El **hipostoma**

es un esclerito estrecho que bordea la cavidad oral posteriormente y está separado de la gena y postgena por la carena hipostomal.

La **antena** (Figura 4.3B) es una estructura en par, compuesta, desde la base, por tres segmentos: **escapo**, **pedicelo** y **flagelo**. Por lo general, el **flagelo** está dividido secundariamente en dos o más flagelómeros. El **escapo** está unido al frente de la cabeza por un receptáculo o alveolo (**tórulo**). Entre el alveolo y la base del escapo hay, frecuentemente, una **radícula** corta, estrecha, algunas veces claramente diferenciada. La radícula es parte del escapo y no se cuenta como un segmento separado.

Las **partes bucales** (Figuras 4.2A, D y 4.3A) rodean la cavidad oral y están compuestas por cuatro componentes visibles externamente. Desde la parte anterior a la posterior estos compuestos incluyen: **labro** (usualmente oculto detrás del clipeo), un par de **mandíbulas**, un par de **maxilas** y el **labio**. Cada maxila puede subdividirse en **cardo**, **estipe**, **lacinia** y **galea**. El labio puede subdividirse en **submentón**, **mentón**, **prementón**, **glosa** y **paraglosa**. Las maxilas y el labio llevan **palpos** segmentados.

Tórax/mesosoma y patas

(Figuras 4.5 y 4.6)

El **tórax** es la división media del cuerpo del insecto. Puede imaginarse como una caja rectangular de seis lados con su eje más largo orientado horizontalmente. Está compuesto por tres segmentos: **protórax**, **mesotórax** y **metatórax**. Cuando están presentes las alas, el primer par (alas anteriores) está en el mesotórax, y el segundo par (alas posteriores) está en el metatórax. En especies de himenópteros basales («Symphyta») el primer segmento del abdomen es similar a los demás segmentos, no hay una clara constricción

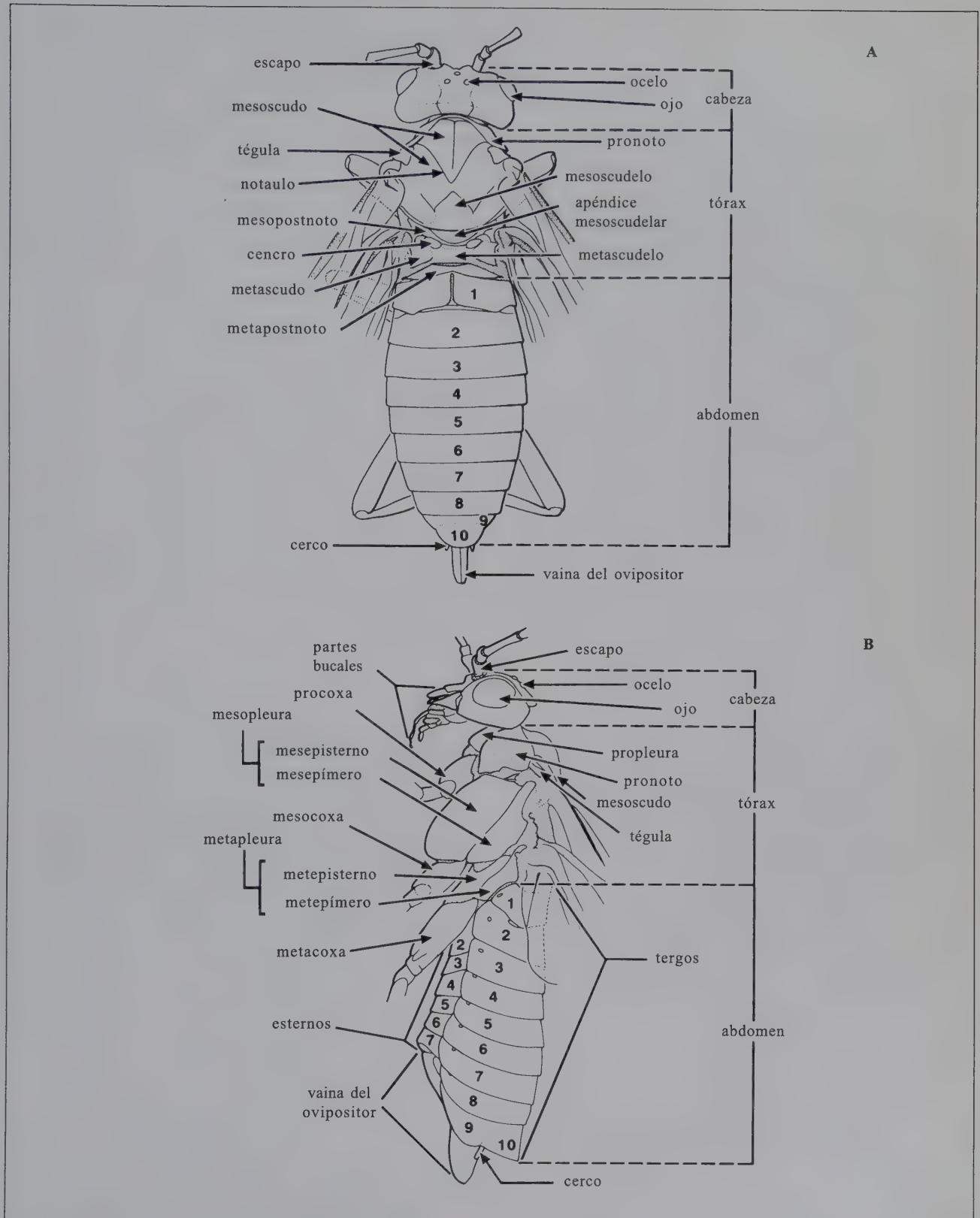


Figura 4.4 Principales divisiones morfológicas y estructuras de una avispa sierra, *Aglaostigma quattuordecimpunctatum* (Norton) (Tenthredinidae): **A.** vista dorsal; **B.** vista lateral.

entre este y el segundo segmento (Figura 4.4). En miembros de Apocrita el primer segmento del abdomen está ampliamente fusionado al metatórax, siendo inmóvil, y usualmente estrechándose notoria y flexiblemente con el resto del abdomen (la «cintura de avispa», Figura 4.5). El primer segmento abdominal es el **propodeo**, y el tórax aparente (es decir, el verdadero tórax más el propodeo) es el **mesosoma** (parte media del cuerpo).

Cada segmento del tórax se divide en un área dorsal (**noto**), lateral (**pleura**) y ventral (**esterno**). Noto y pleura usualmente son grandes y pueden subdividirse; aunque el esterno no se divide, es reducido y se considera invaginado internamente (representado sólo por una línea media longitudinal, el *discrimen*) sobre el mesotórax y el metatórax. En posición anterior a posterior un **noto** puede constar de hasta tres áreas separadas: **escudo**, **escudelo**, y **postnoto**. El **pronoto** no se divide (Figuras 4.4, 4.5). El **mesonoto** usualmente se divide en **mesoscutido** y **mesoscutelo** (Figura 4.5) y, en los himenópteros basales («Symphyta»), **mesopostnoto** (Figura 4.4A). El **metanoto** no se divide claramente en Apocrita (Figura 4.5), pero sí en los himenópteros basales, en los que usualmente se divide en **metascutido** y **metascutelo** (Figura 4.4A). Un **metapostnoto** se distingue en muchas familias de

Hymenoptera aunque no se detecta claramente sin disección (Whitfield *et al.* 1989).

La **propleura** no se divide ni ocupa el área lateroventral detrás de la cabeza (Figuras 4.4B, 4.5B). La propleura usualmente está conectada débilmente al pronoto y al resto del tórax. La pata anterior está conectada al ápice posteroventral de la propleura. La **mesopleura** es la porción más grande de las pleuras y usualmente se subdivide en un **mesepisterno** anterior y un **mesepímero** posterior (Figuras 4.4B, 4.5B), aunque esta división puede ser inconspicua en algunos apócritos. La **metapleura** puede dividirse de la misma forma que la mesopleura (Figuras 4.4B, 4.5B); en Apocrita frecuentemente se fusiona de forma imperceptible con el dorso del propodeo, de modo que el área ventral al espiráculo propodeal se considera como la metapleura.

Cualquier esclerito del tórax/mesosoma puede subdividirse en áreas definidas por surcos o carenas, las cuales también tienen nombres específicos; nombres que dependerán del grupo taxonómico en cuestión. Los términos aplicados a las partes del tórax/mesosoma son numerosos y confusos.

Una **pata** consiste primariamente en seis segmentos desde la base hasta el ápice: **coxa**, **trocánter**, **fémur**, **tibia**,

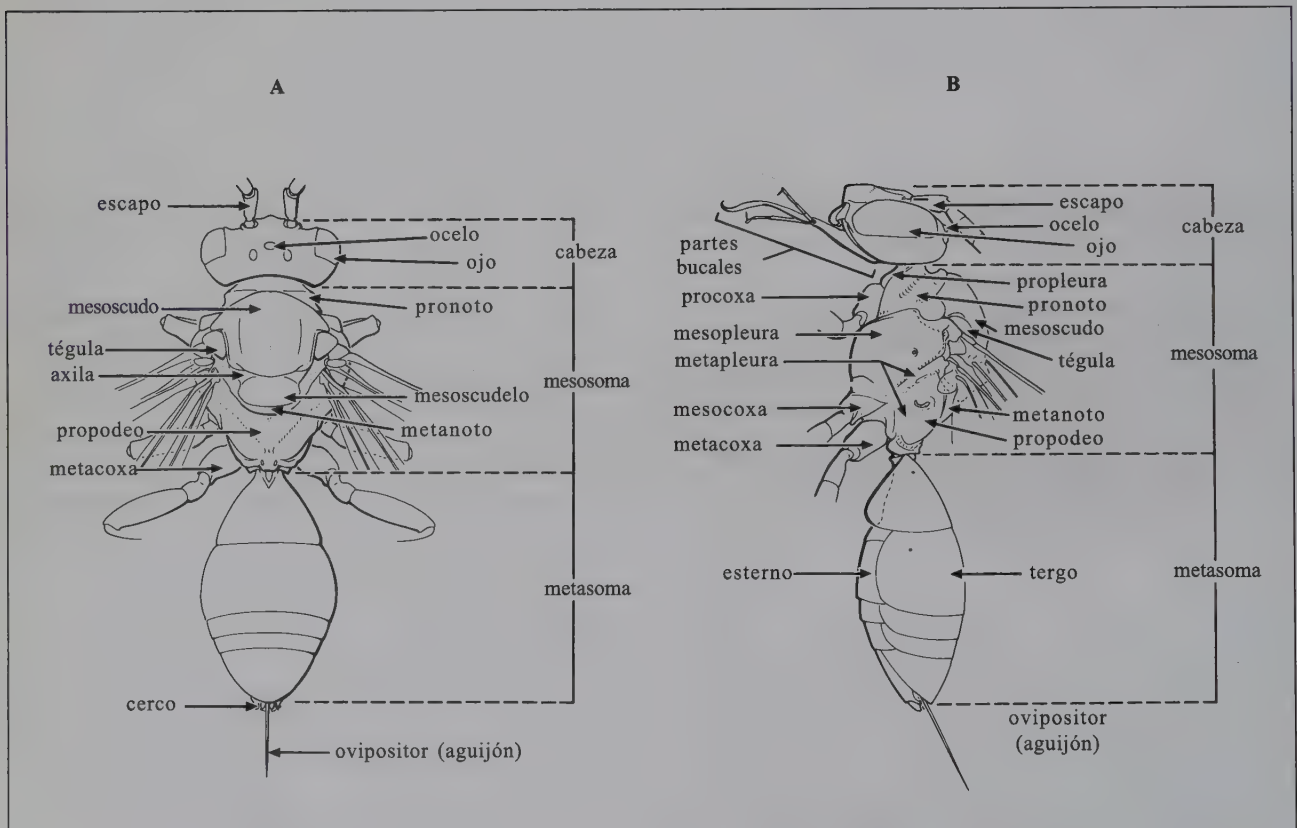


Figura 4.5 Principales divisiones morfológicas y estructuras de una abeja, *Nomada* sp. (Apidae): **A.** vista dorsal; **B.** vista lateral. **Nota:** el tergo 6 está retraído dentro del 5 y no es visible.

tarso y pretarso (Figura 4.6A). El **fémur** algunas veces posee basalmente una división secundaria parcial, el **trocántelo**, semejante a un trocánter de dos segmentos. Cada **tibia** usualmente tiene uno o dos espolones apicalmente. En muchos Hymenoptera uno de los **espolones protibiales** está modificado en un aparato limpiador de antena. El **tarso** secundariamente está subdividido en tres a cinco **tarsómeros**, cada uno de los cuales puede llevar una almohadilla ventral, el **lóbulo plantar**. El **pretarso** (Figura 4.6B) consta de dos uñas con sus estructuras asociadas.

Abdomen/metasoma y genitalia

(Figuras 4.4 y 4.5)

El **abdomen** es la división posterior del cuerpo del insecto. Puede imaginarse como un cilindro horizontal. El abdomen «primitivo» consistía en 11 segmentos, pero debido a fusiones o pérdidas, usualmente no hay más de 10 segmentos visibles. Como se señaló arriba, en los apócritos el primer segmento abdominal (**propodeo**) está fusionado al tórax y los demás (usualmente 9) segmentos tienen el nombre colectivo de **metasoma** (Figura 4.5). Cada segmento consiste en una placa dorsal o **tergo** y una ventral o **esterno** (Figuras 4.4B, 4.5B). No hay escleritos pleurales especiales, y un **espiráculo** se abre a cada lado de uno o más tergos, los cuales frecuentemente se extienden ventralmente hasta cubrir las superficies laterales del abdomen.

Las hembras de Hymenoptera poseen un aparato para la puesta de huevos, el **ovipositor**, el cual puede estar oculto o expuesto, dependiendo del grupo. Este está protegido por un par de **vainas del ovipositor** (Figura 4.4). En Hymenoptera Aculeata el ovipositor se ha modificado exclusivamente como aguijón y ya no funciona para puesta de huevos (Figura 4.5). La genitalia del macho de Hymenoptera está oculta y

varía de estructuras tubulares simples y muy reducidas, a estructuras elaboradas y relativamente complejas.

Alas

(Figuras 4.7–4.11)

El sistema que se sigue aquí para denominar venas y celdas es el de Comstock y Needham (1898-1899) actualizado por Comstock (1918), Ross (1936) y otros (véase Mason 1990 para más referencias). Desafortunadamente la nomenclatura de celdas aun no es estable: existen otros sistemas empleados por himenopterólogos como el sistema modificado Comstock-Needham y varias modificaciones al sistema Rohwer y Gahan (1916). Dentro de las modificaciones al sistema Rohwer y Gahan, una es utilizada predominantemente por investigadores de Aculeata (Apoidea, Chrysidoidea y Vepoidea), por ejemplo, Bohart y Menke (1976) (Figura 4.11A) y otra es comúnmente empleada por investigadores de Ichneumonoidea como Townes (1969) (Figura 4.11B). Una razón para explicar estas diferencias es que algunas veces es imposible determinar el origen de las celdas de las alas. Por ejemplo, las tres celdas submarginales de muchos Aculeata son 1R1, 1Rs y 2Rs. A veces, cuando este número se reduce a dos, no se puede determinar si la vena perdida es la segunda abscisa de Rs o 1r-m. Entonces, cuando se nombran estas celdas, el uso del término genérico «submarginal» es más práctico que términos específicos como 1R1, 1Rs y 2Rs. Cualquiera que revise extensivamente en la literatura taxonómica de Hymenoptera encontrará estos sistemas y varias combinaciones de los mismos. Cada cual tiene sus ventajas y, en algún momento, se establecerá un consenso simplificado. Todos los nombres de las celdas se comparan en la Tabla 4.1. Para una comparación del sistema actualizado de Comstock-Needham y otros, consúltese Day (1988).

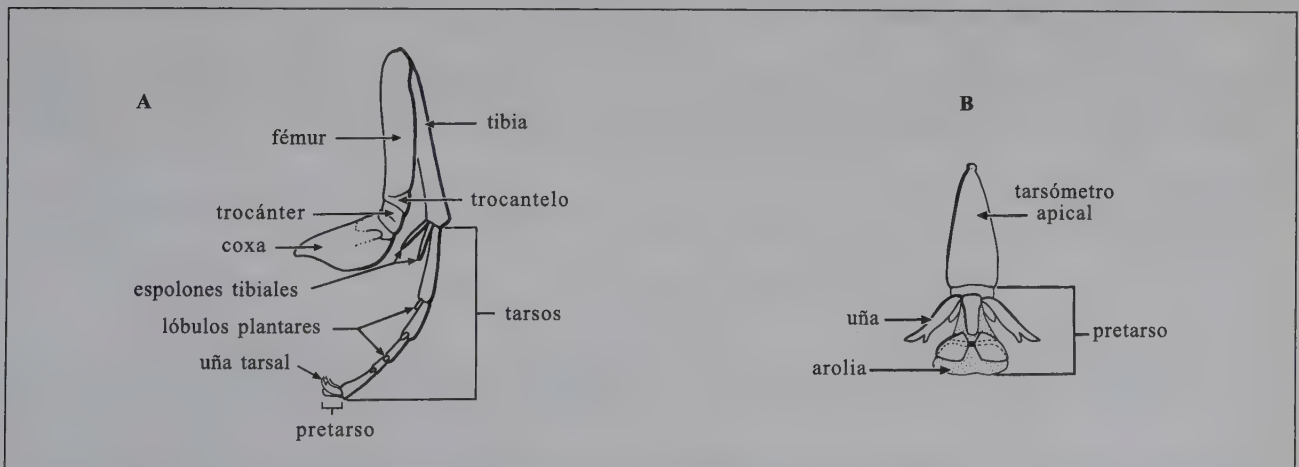


Figura 4.6: A. Pata anterior de *Aglaostigma* sp. (Tenthredinidae); B. Pretarso de *Pamphilius* sp. (Pamphiliidae);

En muchos Hymenoptera parasitoides (por ejemplo Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Ceraphronoidea, Platygastroidea y algunos Chrysidoidea) la venación de las alas es muy reducida, y está acompañada por lo tanto de una nomenclatura simple (Figura 4.7). Desde la base del ala, las venas son submarginal, marginal, y postmarginal; una vena estigmal se ramifica posteriormente desde su unión con las venas marginal y postmarginal. La vena estigmal puede formar un abultamiento apical llamado estigma (véase glosario), del cual algunas veces se desprende un pequeño muñón, el **unco**, hacia la vena postmarginal. Los nombres de estas venas no implican ninguna homología con venas de nombres similares en otros Hymenoptera; son sólo sistemas convenientes para nombrar las venas de esos grupos. Los equivalentes probables en el sistema Comstock-Needham se dan entre paréntesis en la Figura 4.7.

Otro factor que complica la nomenclatura alar en el orden es la falta de consenso en las homologías de las venas de las alas del grupo con los otros órdenes de insectos, lo que permite anticipar algunos cambios adicionales. Por ejemplo, Kukalová-Peck (1991) presenta una interpretación algo más conservadora que la adoptada aquí. Eady (1974) y Day (1988) comparan los sistemas de nomenclatura usados por himenopterólogos.

El sistema Comstock-Needham reconoce ocho venas longitudinales principales, abreviadas en letras mayúsculas. Comenzando desde el margen anterior del ala estas son: **costal (C)**, **subcostal (Sc)**, **radial (R)**, **medial (M)**, **cubital (Cu)** y tres **anales (1A, 2A, 3A)**. Además, puede haber una vena corta **jugal (J)** en algunos «Symphyta» y Apoidea.

Primitivamente, una vena longitudinal consta de dos ramas basales principales, una convexa anterior y otra cóncava posterior. A su vez, cada una de estas puede ramificarse. En Hymenoptera la rama principal posterior de todas las venas, excepto la radial, se ha perdido. Para la vena radial la rama anterior se designa R1 (radial) y la rama posterior Rs (**sector radial**). De otra forma, si la vena se ramifica, a la rama más anterior se le da el subcripto 1 y a la(s) más posterior(es) los subcriptos 2, 3 . . .

Una vena puede tener varios segmentos o abscisas. Estos segmentos están delimitados por la intersección de otras venas, usualmente **venas transversas**. Así, una vena que está intersecada por otras dos, tiene tres abscisas numeradas consecutivamente desde la base hasta el ápice del ala; por ejemplo, cuando Cu tiene tres abscisas, estas son 1/Cu (la porción basal de Cu), 2/Cu, y 3/Cu (la porción apical de Cu). Como se ve, los valores numéricos de las abscisas y los nombres de las venas se separan con el símbolo de barra inclinada (/). Por ejemplo, la primera abscisa de la primera vena anal es 1/1A.

Las venas transversas, indicadas por letras minúsculas, toman el nombre de las venas que conectan, pero se designa en primer lugar la vena anterior. Así, la vena transversa que une R con M es r-m. Si hay diferentes venas transversas r-m, estas toman valores numéricos también; por ejemplo, 1r-m, 2r-m, y así.

Dos venas pueden fusionarse parcial o totalmente, quedando como una sola. La vena resultante toma el nombre de las componentes unidas por el signo más (+). Por ejem-

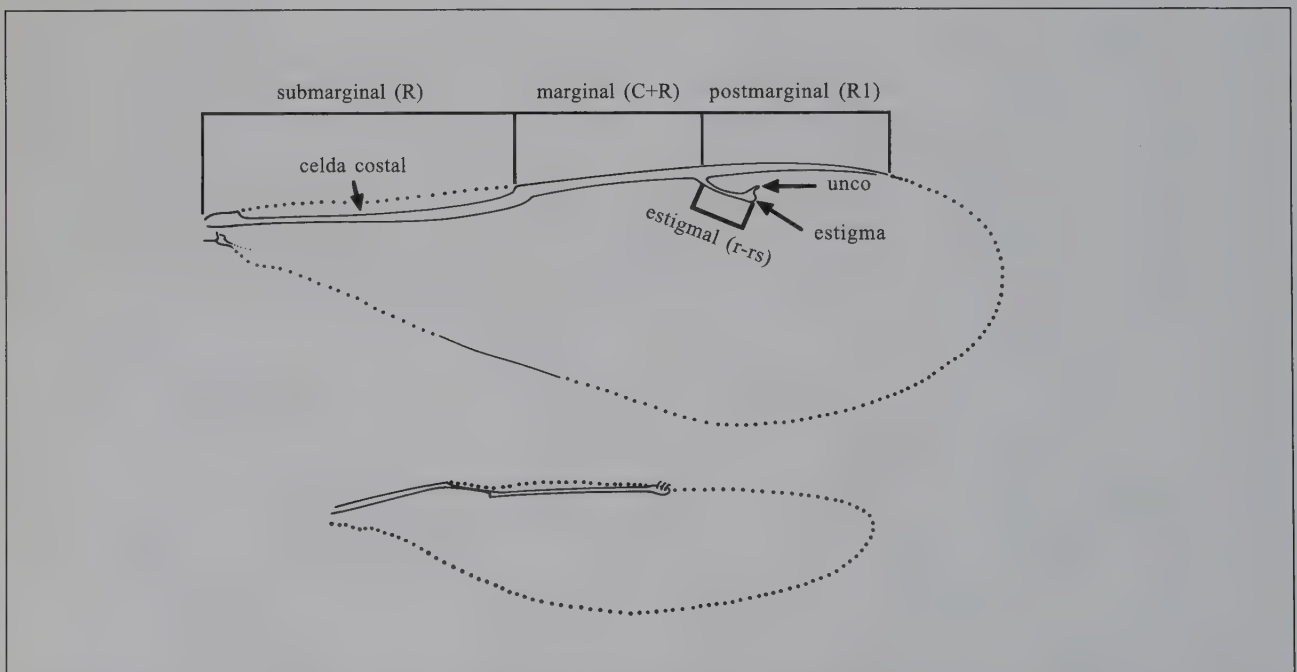


Figura 4.7 Alas anterior y posterior de un microhimenóptero (Chalcidoidea: Pteromalidae).

plo, Rs y M frecuentemente se fusionan en porciones parciales de sus longitudes; la porción fusionada se designa como Rs+M. Las venas se pueden fusionar de extremo a extremo, de tal forma que es imposible conocer exactamente donde termina la primera y donde comienza la segunda. En este caso la vena resultante está acompañada por el símbolo ampersand (&). Por ejemplo, en todos los Ichneumonidae y en muchos Braconidae la primera abscisa de la vena Rs+M se ha perdido y no puede interpretarse la unión Rs y M; entonces la vena se denomina Rs&M.

Las celdas de las alas, abreviadas por letras mayúsculas, toman el nombre de las venas que reposan anteriormente a estas. Si varias venas fusionadas forman el borde anterior de una celda, la celda toma el nombre de la vena más posterior. Así, la celda posterior a C+Sc+R es la radial (R). Si más de una celda está detrás de una vena, las celdas se numeran consecutivamente desde la base; a modo de ejemplo, las tres celdas mediales podrían ser 1M, 2M, y 3M.

En algunos linajes pueden surgir nuevas venas en las

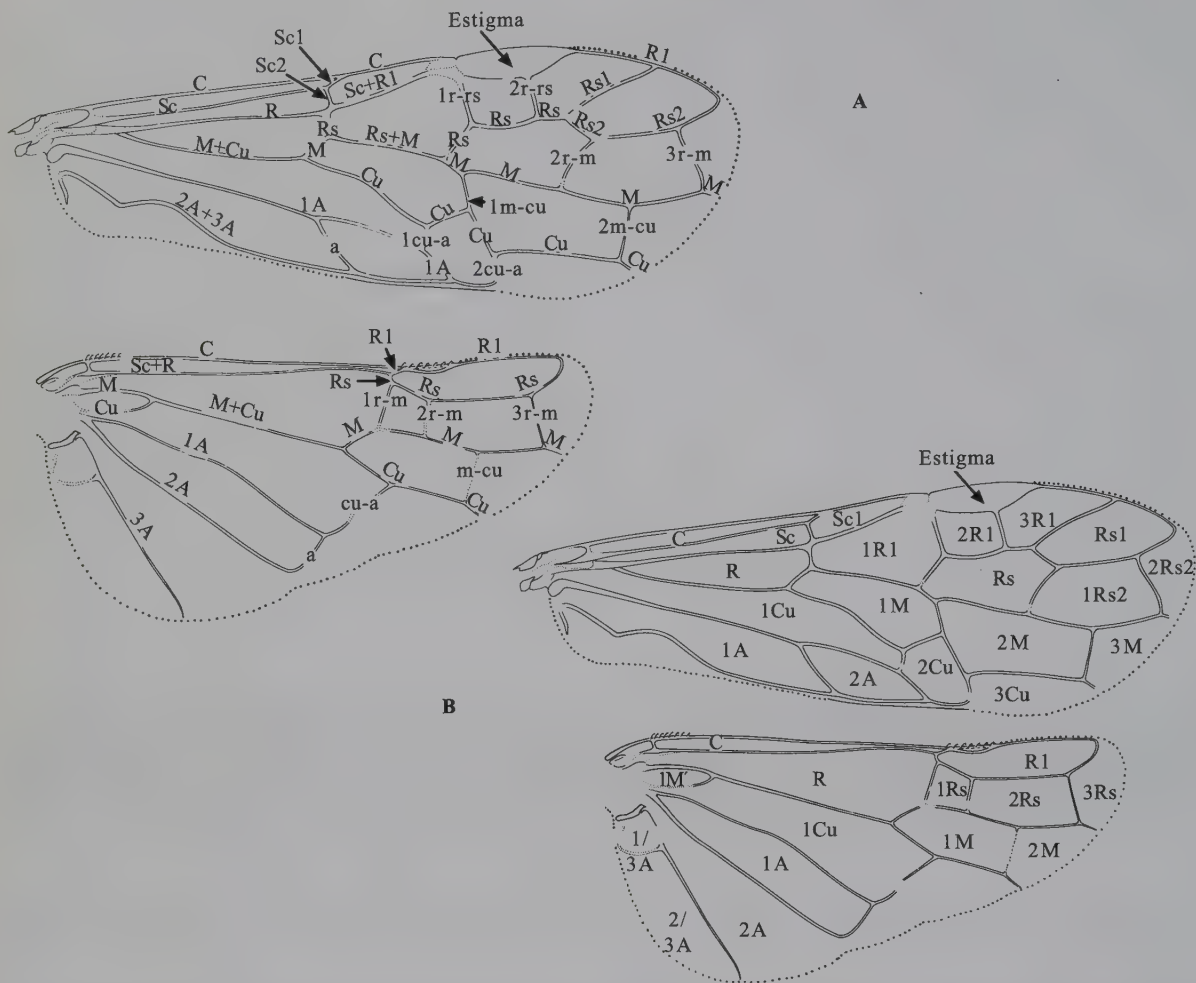
alas. Estas venas pueden recibir un nuevo nombre o pueden adoptar (equivocadamente) el nombre de la vena más próxima. Por conveniencia aquí se sigue el segundo procedimiento, pero distinguimos la nueva vena con un «'».

Las venas varían de tubulares y muy esclerotizadas a tenues (difícilmente visibles) o apenas perceptibles como una línea ligera cóncava cuando se refleja la luz sobre la superficie del ala. Estos tipos de venas han sido nombradas por Mason (1986) como tubulares, nebulosas, y espectrales (véase el glosario al final del capítulo).

Las superficies de las alas anterior y posterior se subdividen en áreas delimitadas por pliegues, líneas de flexión, o surcos. Aunque cada uno de estos términos tiene una connotación específica, todos se llaman simplemente pliegues en esta publicación. Frecuentemente, una escotadura indica el punto en el que un pliegue se une con el margen alar. El margen del ala puede abultarse entre las escotaduras o entre la base y la indentación; a estos abultamientos se les llama lóbulos.

Tabla 4.1: Comparación entre los principales sistemas de nomenclatura de venas en Hymenoptera.

Sistema para aculeados Rohwer y Gahan	Sistema para icneumonoideos Rohwer y Gahan	Sistema Comstock- Needham
Ala anterior		
Costal	Costal	C
Medial	Mediana o Basal	R
Submedial	Submediana o Subbasal	1Cu
Marginal	Radial	2R1
Primera Submarginal	Primera Cubital	1R1
Segunda Submarginal	Segunda Cubital	1Rs
Tercera Submarginal	Tercera Cubital	2Rs
Primera Discoidal	Primera Discoidal o Primera Discal	1M
Segunda Discoidal	Segunda Discoidal o Segunda Discal	2M
Subdiscoidal	Braquial	2Cu
Ala posterior		
Costal	Costela	C
Medial	Mediela	R
Submedial	Submediela	Cu



Nombres de las celdas para las Figuras 4.16, 4.18 y 4.20

C	Costal	3R1	Primera radial 3
Sc	Subcostal	Rs	Sector radial
Sc1	Subcostal 1	1Rs	Primer sector radial
R	Radial	2Rs	Segundo sector radial
Cu	Cubital	3Rs	Tercer sector radial
1Cu	Primera cubital	1+2Rs	Primero + Segundo sector radial
2Cu	Segunda cubital	Rs1	Sector radial 1
3Cu	Tercera cubital	1Rs2	Primera del sector radial 2
1A	Primera anal	2Rs2	Segunda del sector radial 2
2A	Segunda anal	M	Medial
1/3A	Tercera anal, primera abscisa	1M'	Primera medial
2/3A	Tercera anal, segunda abscisa	1M	Primera medial
1A'	Primera anal	2M	Segunda medial
2A'	Segunda anal	3M	Tercera medial
3A'	Tercera anal	2+3M	Segunda + Tercera medial
1R1	Primera radial 1		
2R1	Primera radial 2		

(') Indica homología dudosa

Figura 4.8: A. Venas de las alas de *Macroxyela* sp. (Xyelidae); B. Celdas de las alas de *Macroxyela* sp. (Xyelidae). Nombres en cuadro adjunto.

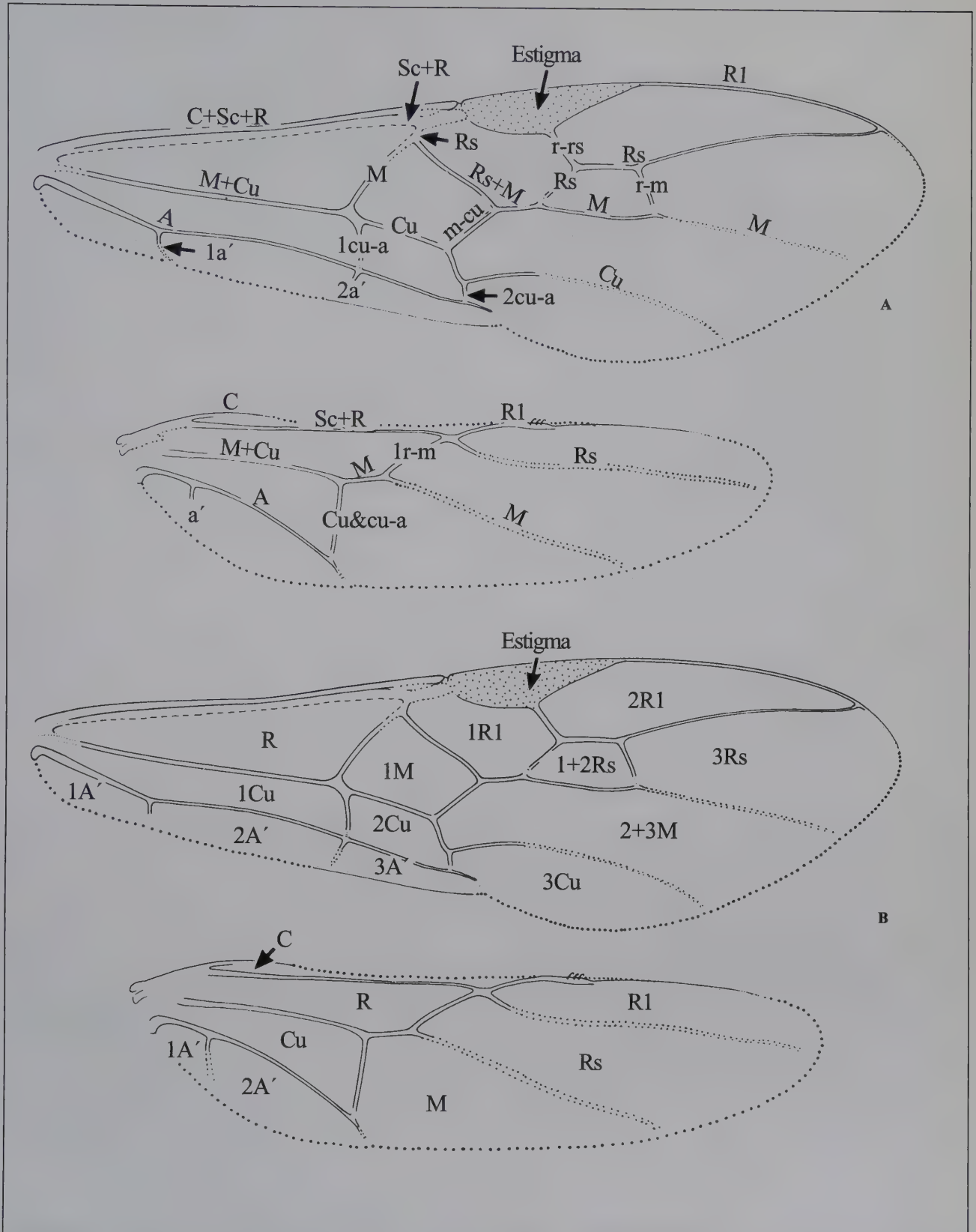


Figura 4.9: A. Venas de las alas de *Helcon* sp. (Braconidae); B. Celdas de las alas de *Helcon* sp. (Braconidae). Ver cuadro de la Figura 4.8.

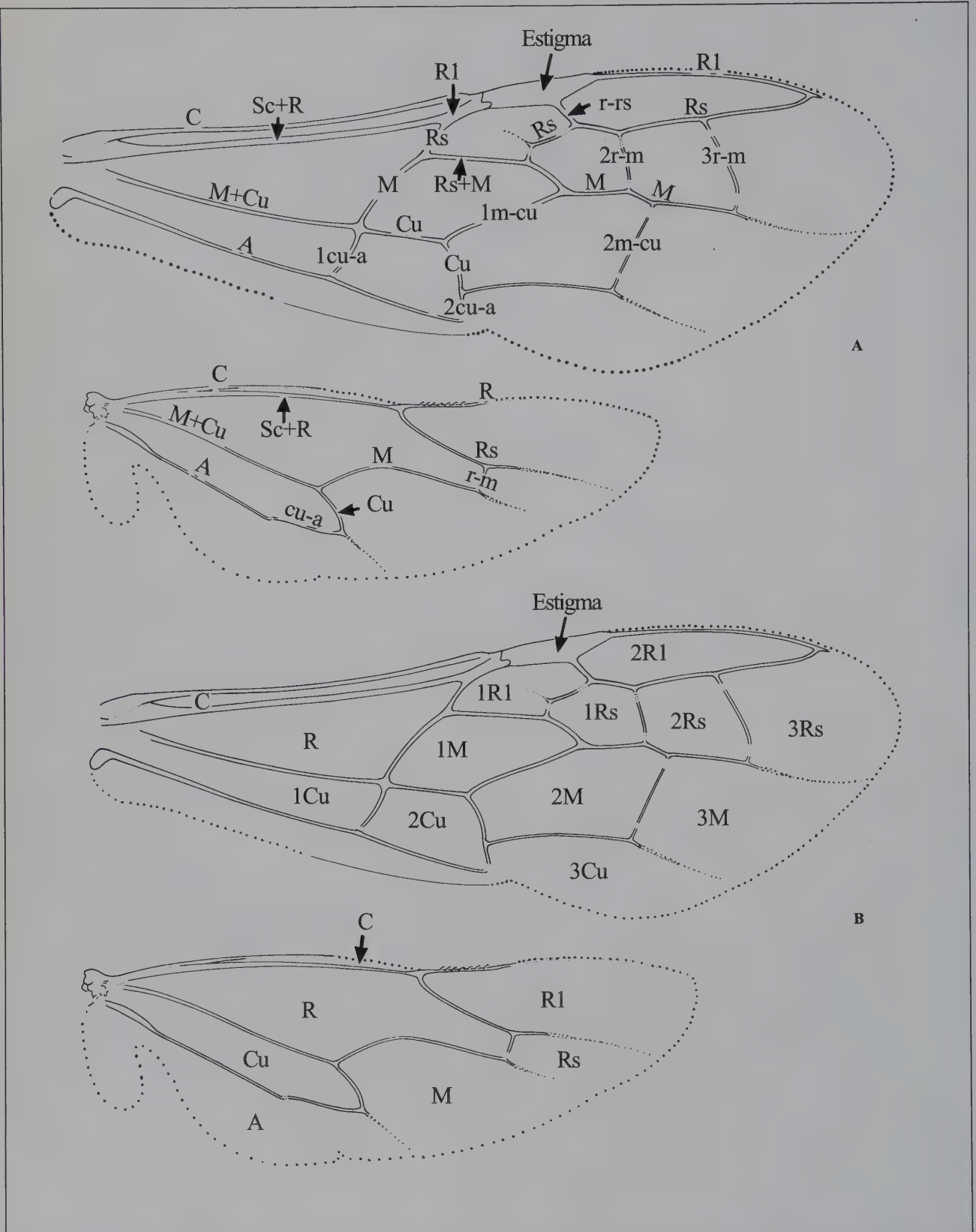


Figura 4.10: A. Venas de las alas de *Dolichurus* sp. (Sphecidae); B. Celdas de las alas de *Dolichurus* sp. (Sphecidae). Ver cuadro de la Figura 4.8.

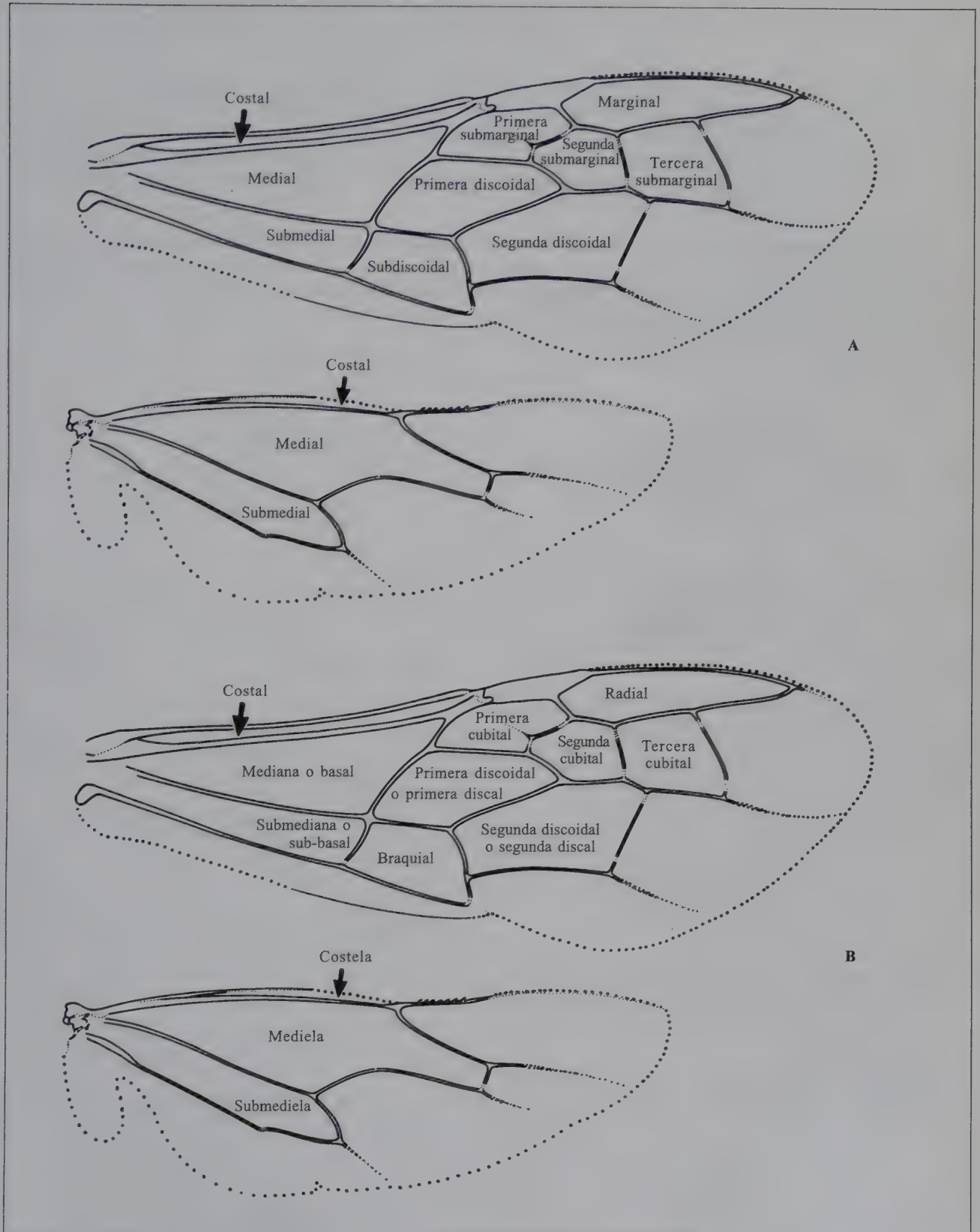


Figura 4.11: Nomenclatura de las venas según: A. Sistema Aculeata; B. Sistema Ichneumonoidea.

Glosario

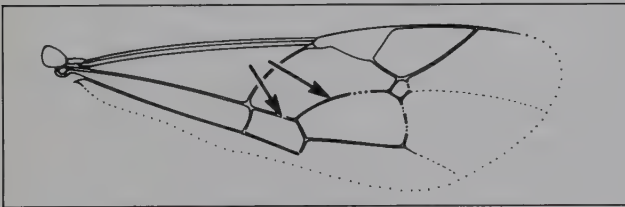
Básicamente, este glosario incluye los términos usados en la mayor parte del libro. Como se indicó arriba, hay términos específicos que se usarán en algunos grupos particulares. Hay que discernir entre los términos usados aquí y los de otras obras con claves. Las ilustraciones que siguen a la

mayoría de las definiciones son esquemáticas, luego deben tomarse sólo como guías. Estas estructuras varían de acuerdo con la especie o grupo en cuestión. Se presenta primero el nombre en español y entre paréntesis el nombre en inglés, que puede estar acompañado del plural y/o adjetivo.

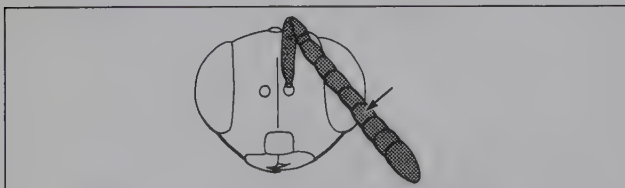
- **Abdomen (abdomen, abdominal).** La principal división posterior del cuerpo, posterior a los segmentos con patas y compuesta de 10 o menos segmentos aparentes; en muchos «Symphyta» el primer segmento abdominal se reconoce fácilmente por su división media (véase metasoma, propodeo).



- **Abscisa (abscissa, abscissae).** Segmento de una vena del ala delimitada por la intersección de otras venas.

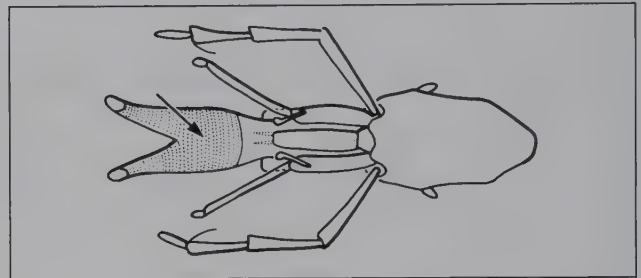


- **Agudo.** En ángulo de menos de 90°.
- **Anillo (annellus).** Uno o más segmentos flagelares basales que pueden ser abruptamente más pequeños (usualmente transversos o en forma de anillo) y sin sensilas longitudinales.
- **Antena (antenna, antennae).** Par de apéndices, segmentados, sensorios de la cabeza entre los ojos compues-

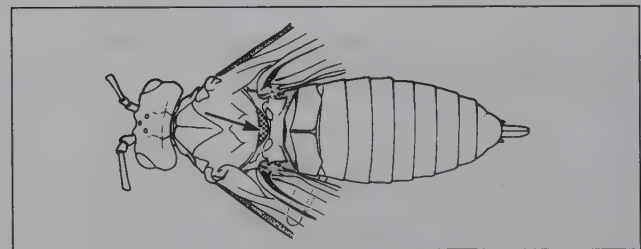


tos, los cuales consisten en tres segmentos con músculos intrínsecos (véase también escapo, pedicelo, y flagelo).

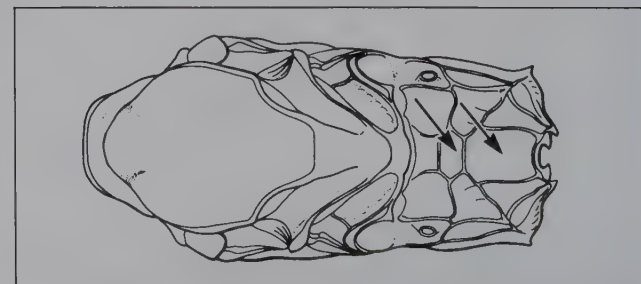
- **Anulado (annulate).** Anillado; con forma de segmentos como anillos o patrones de colores.



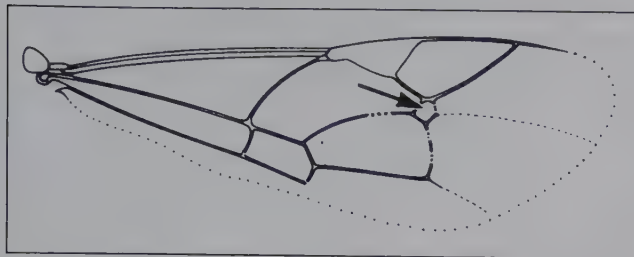
- **Apéndice mesoscutelar (mesoscutellar appendage).** En «Symphyta», la subdivisión posterior del mesoscutelo, usualmente en forma de creyente y sobrepuesta al posnoto del mesotórax.



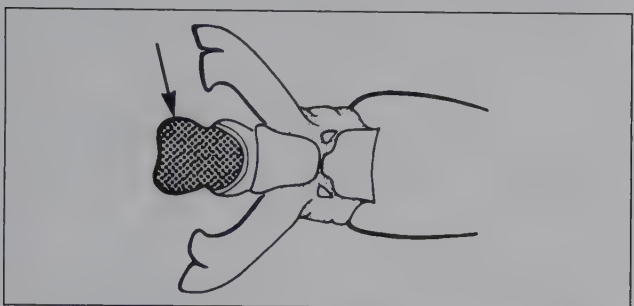
- **Ápice (apex, apices, apical).** Parte de una estructura más alejada de su punto de unión con el cuerpo.
- **Areola (areola, areolae, areolate).** En Ichneumonoidea, el área media del propodeo que está encerrada por carenas.



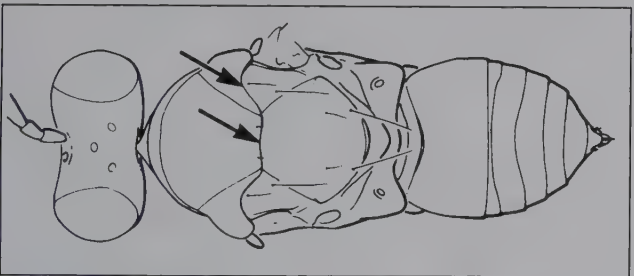
- **Areoleta (areolet).** En Ichneumonidae, la celda pequeña en el centro del ala anterior; la primera celda del sector radial.



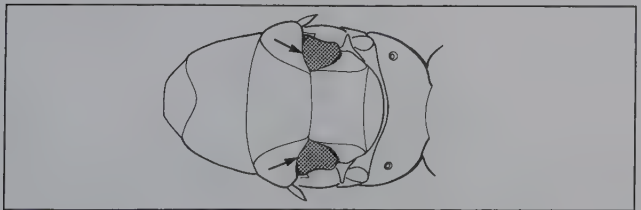
- **Arolio (arolium, arolia).** Lóbulo medio, parecido a una almohadilla, entre las uñas tarsales (véase pretarso).



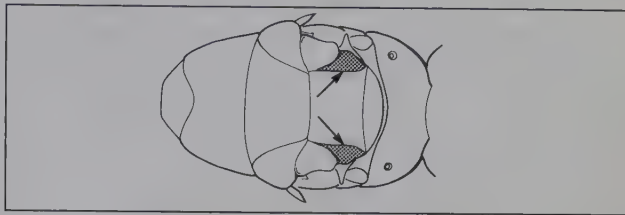
- **Articulación transescudal (transscutal articulation).** Una línea débil a través del mesonoto entre las bases de las alas, la cual secundariamente separa los ángulos posterolaterales del mesoscuto contiguo al escudelo (véase también axila, escudo).



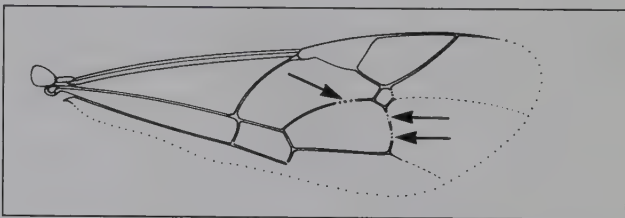
- **Axila (axilla, axillae, axillar).** En grupos con articulación transescudal, porción posterolateral del mesoscuto separada del mesoscuto lateral al escudelo; usualmente triangular (véase escudo).



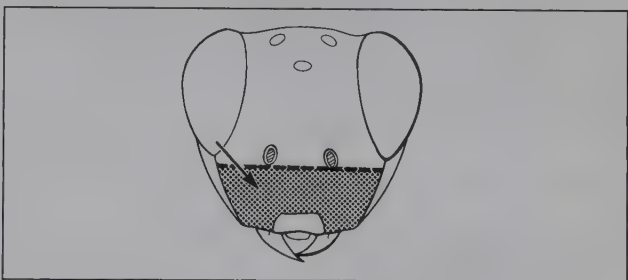
- **Axílula (axillula, axillulae, axillular).** En Chalcidoidea, la subdivisión lateral del escudelo delimitada por una línea longitudinal.



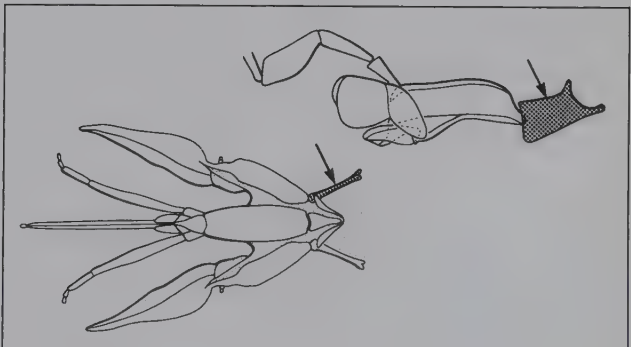
- **Base (base, basal, basi-).** Parte de una estructura cerca de su punto de unión con el cuerpo.
- **Bula (bulla, bullae).** Área no pigmentada de una vena donde está atravesada por un pliegue alar o línea de flexión.



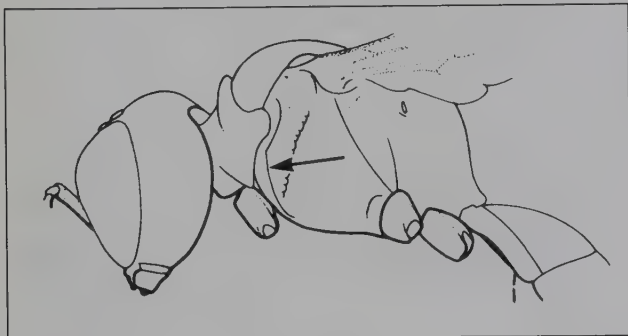
- **Cabeza (head).** La principal división anterior del cuerpo, la cual lleva las partes bucales y antenas.
- **Cara (face).** Área medial, encima y algunas veces contigua al clipeo, cuyo margen dorsal se define por una línea transversa imaginaria al nivel de los márgenes ventrales de los tórulos.



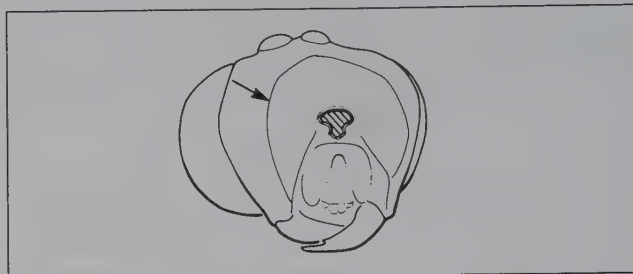
- **Cardo (cardo, cardines).** Parte basal de la maxila.



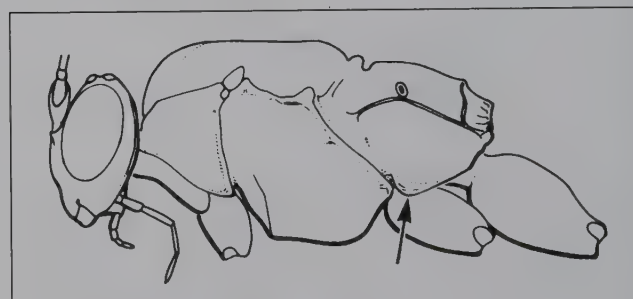
- **Carena (carina, carinae, carinate).** Una línea elevada.
- **Carena epicnemia (epicnemia carina).** Carena sobre la mesopleura más o menos paralela al margen anterior del mesepisterno y que delinea el margen posterior del epicnemio.



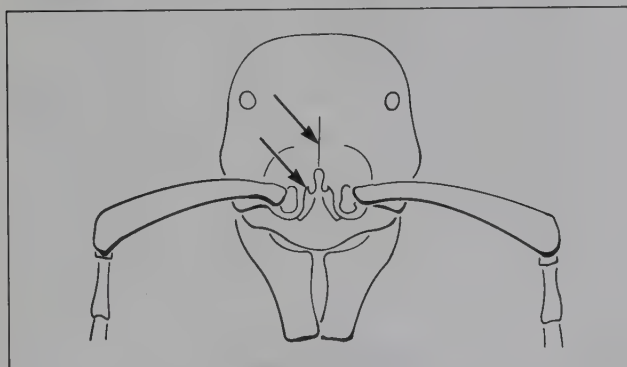
- **Carena occipital (occipital carina).** Carena sobre la parte posterior de la cabeza que separa el occipucio del vértice y gena; la parte ventral de la carena es nombrada algunas veces carena genal.



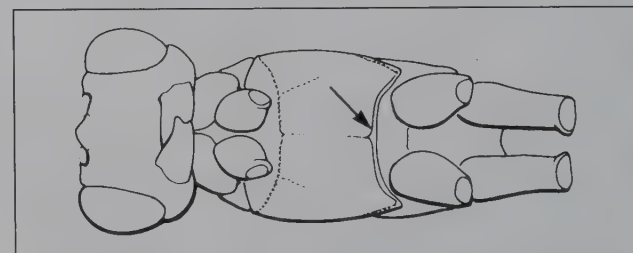
- **Carena submetapleural (submetapleural carina).** Una carena sobre el margen ventral de la parte inferior de la metapleura, entre las bases de mesocoxas y metacoxas.



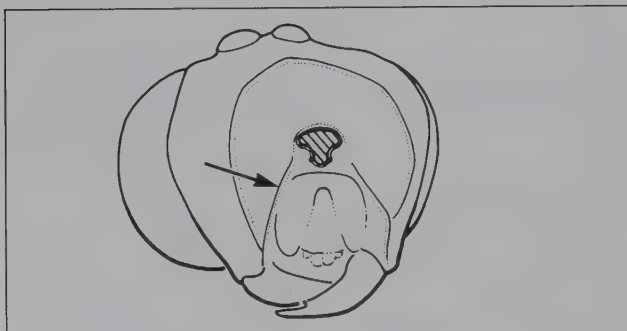
- **Carena escudal oblicua (oblique scutal carina).** En esfeciformes, la carena sobre el mesoscuto que se extiende oblicua, posterior y medialmente desde el margen lateral cerca a la parte posterior de la tégula.
- **Carena frontal (frontal carina).** Una carena o par de carenas longitudinales sobre la frente entre los tórulos, algunas veces cubriéndolos parcialmente.



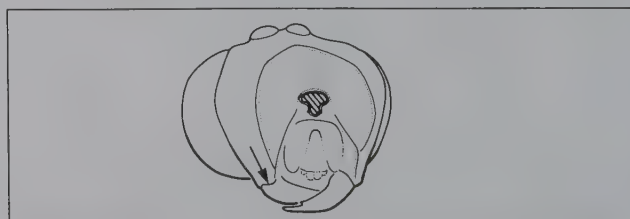
- **Carena postpectal (postpectal carina).** En Ichneumonoidea, la carena posterior transversa en la parte ventral de la mesopleura, justo en frente de la mesocoxa.



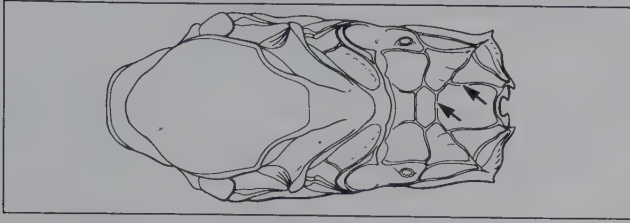
- **Carena hipostomal (hypostomal carina).** La carena sobre la parte posterior de la cabeza a lo largo de la cavidad oral que normalmente delimita el hipostoma de la postgena y occipucio.



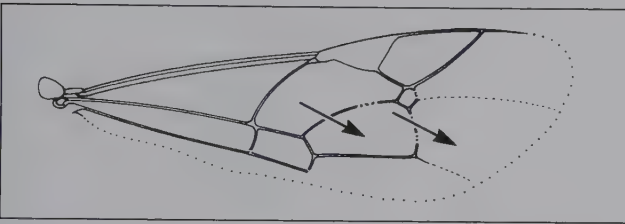
- **Carena subgenal (subgenal carina).** Una carena que bordea ventralmente la gena; se extiende desde la carena hipostomal hasta la articulación anterior o facial de la mandíbula.



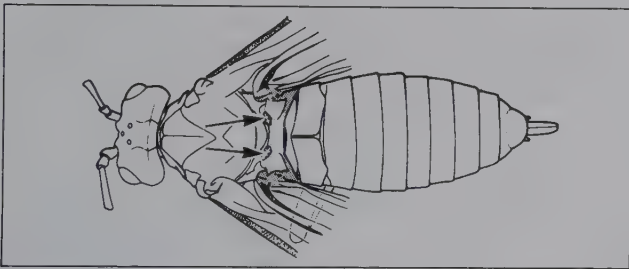
- **Carena propodeal (propodeal carina).** En Ichneumonoidea, una o varias carenas longitudinales o transversas, sobre el propodeo.



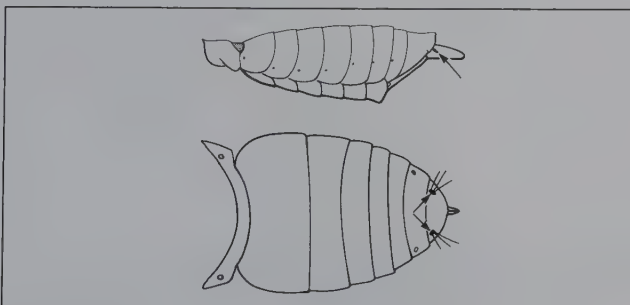
- **Cavidad oral (oral cavity).** La apertura de la cabeza de la cual se suspenden las partes bucales.
- **Celda (cell).** El área entre las venas de un ala; se dice que está cerrada cuando está completamente rodeada de venas, de lo contrario se considera abierta.



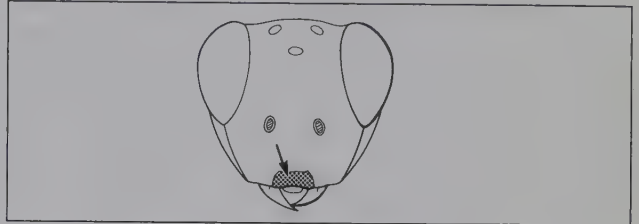
- **Cencro (cenchrus, cenchri).** En los himenópteros basales, una estructura en par, oval o circular, sobre la porción semilateral del metascudo.



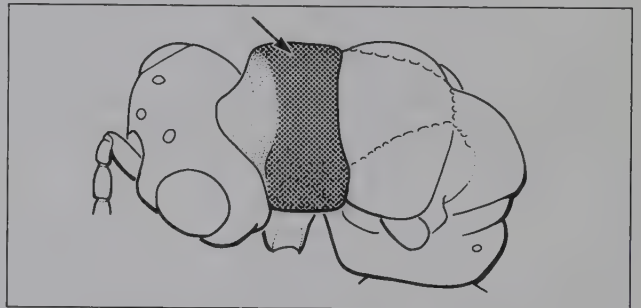
- **Cerco (cercus, cerci, cercal).** Apéndices sensores pareados, posteriores sobre el último tergo abdominal (el décimo morfológico), los cuales usualmente llevan varias sedas. Con la reducción de los segmentos apicales del metasoma, los cercos parecen estar sobre un segmento más anterior.



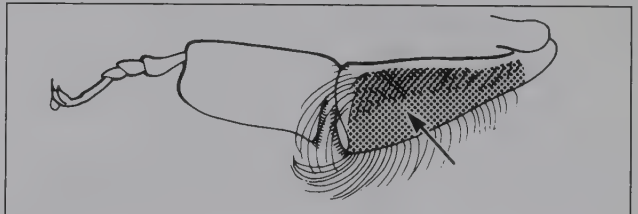
- **Clípeo (clypeus, clypeal).** El esclerito medial de la cabeza inmediatamente encima del labro; frecuentemente definido dorsal y lateralmente por un surco epistomal.



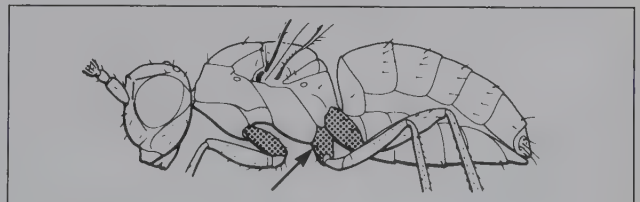
- **Collar pronotal (pronotal collar).** La superficie horizontal del pronoto, posterior a la región inclinada y con frecuencia angosta que está detrás de la cabeza.



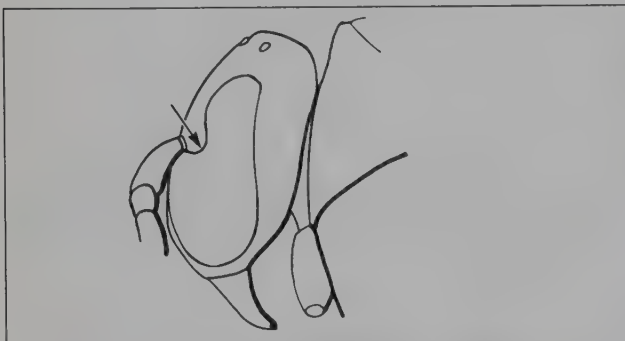
- **Comprimido (compressed).** Aplanado de lado a lado (más alto que ancho).
- **Cóncavo (concave).** Una estructura, margen, o superficie que se curva hacia adentro (véase convexo).
- **Convexo (convex).** Una estructura, margen, o superficie que se curva hacia afuera (véase cóncavo).
- **Corbícula (corbicula, corbiculae).** En Apiformes, la región cóncava y lisa de la metatibia marginada por un borde de sedas que surgen de sus márgenes, formando la cesta de polen.



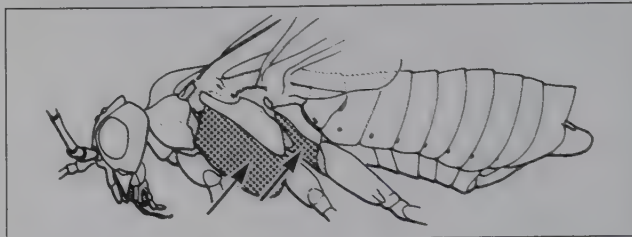
- **Coxa (coxa, coxae, coxal).** El primer segmento de la pata, entre el cuerpo y el trocánter.



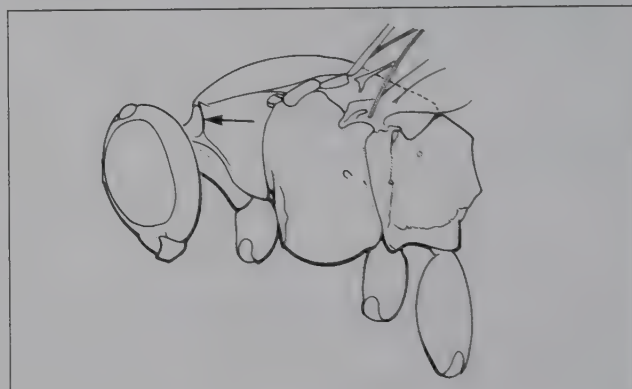
- **Deprimido (depressed).** Aplanado de arriba abajo (más ancho que alto).
- **Disco (disc, discal).** La superficie central de cualquier estructura.
- **Emarginado (emarginate).** Con incisión; con una sección obtusa, redondeada o cuadrada, en el margen.



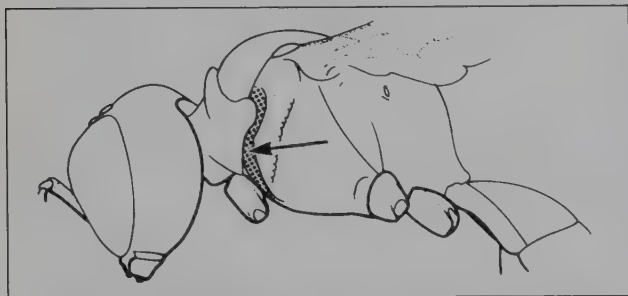
- **Episterno (episternum, episterna, episternal).** La porción de la pleura anterior al surco pleural (véase epímero).



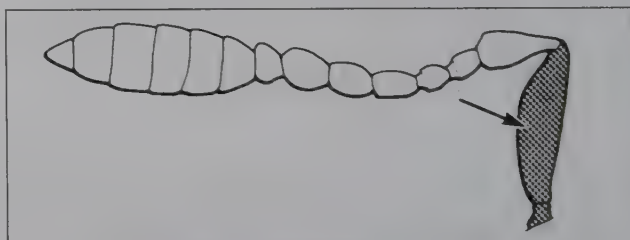
- **Epomia (epomia, epomiae).** En Ichneumonoidea, una carena oblicua que cruza el surco transversal al lado del pronoto.



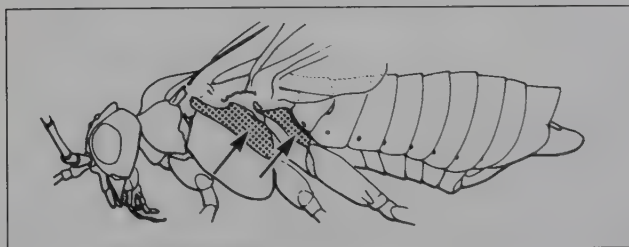
- **Epicnemio (epicnemium, epicnemial).** Porción anterior de la mesopleura delimitada posteriormente por la carena epicnemial (véase también prepecto).



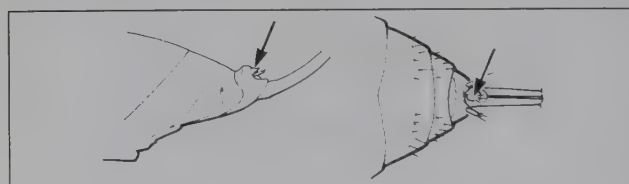
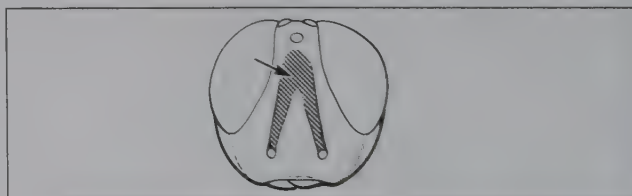
- **Escapo (scape).** La primera división primaria o segmento de la antena, incluyendo basalmente la radícula; se articula apicalmente con el pedicelo y basalmente con el tórulo.



- **Epímero (epimeron, epimera, epimeral).** La porción de un pleuro posterior al surco pleural (véase episterno).

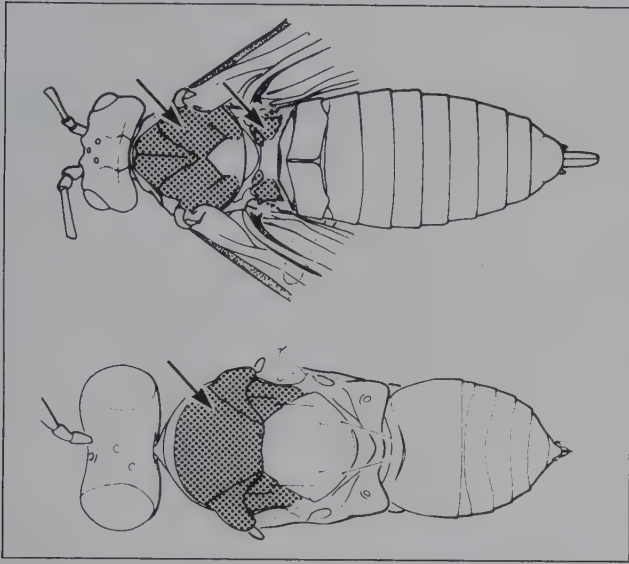


- **Escroba (scrobe, scrobal).** Un surco en el tegumento del cuerpo para recibir u ocultar un apéndice, como por ejemplo una depresión longitudinal en la cabeza sobre cada tórulo para la recepción del escapo, o un surco sobre la mesopleura para la recepción del mesofémur; la escroba del mesepisterno es un hoyo pequeño.

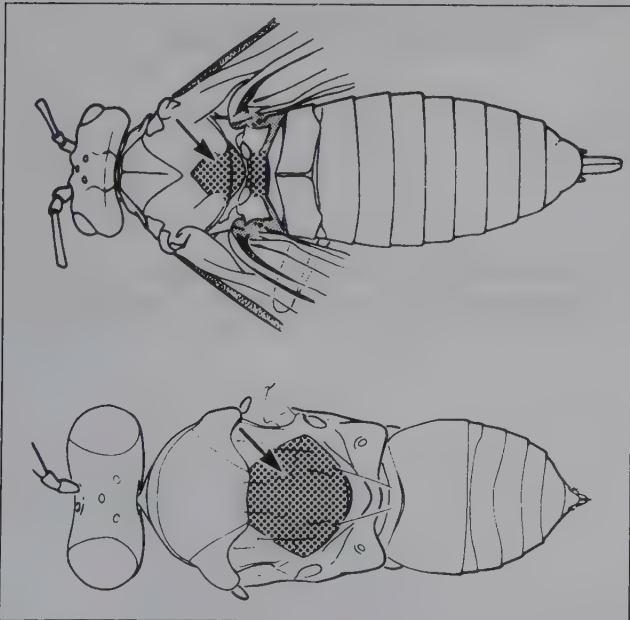


- **Epipigio (epipygium).** En Chalcidoidea, una estructura pequeña, más o menos esclerotizada, en forma de uña, unida al último tergo metasomal entre los cercos.

- **Escudo, escuto (scutum, scuta, scutal).** El esclerito anterior del noto, en frente del escudelo. En Apocrita, el mesoscudo es funcional sólo en el área en frente de la articulación transescudal; la axila, aunque morfológicamente parte del mesoscudo, se trata como separada (véase también axila).

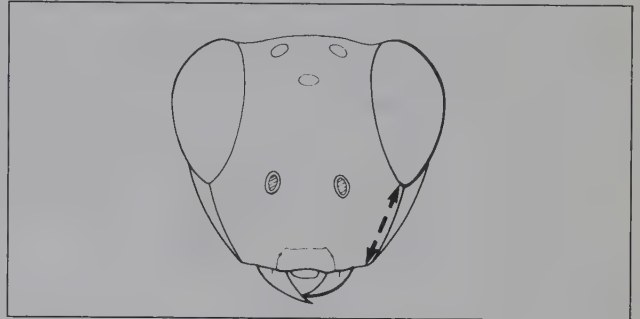


- **Escudelo, escutelo (scutellum, scutella, scutellar).** La región media del mesonoto o metanoto, detrás del escudo. En Apocrita, sólo el mesoscudelo es evidente y simplemente se llama escudelo, mientras en «Symphyta» mesoscudelo y metascudelo están presentes.

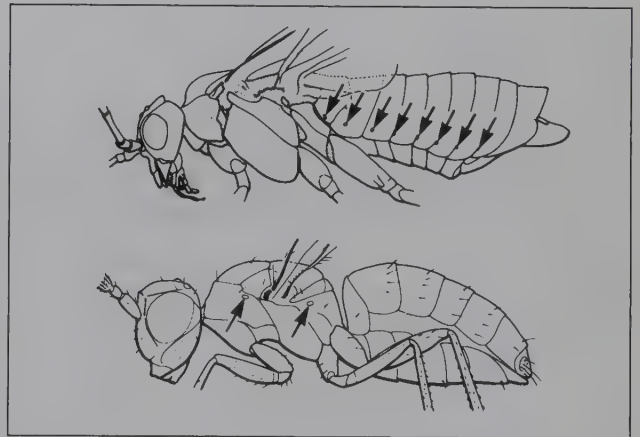


- **Esclerito (sclerite).** Placa endurecida del tegumento, separada de otras placas por suturas o membranas.

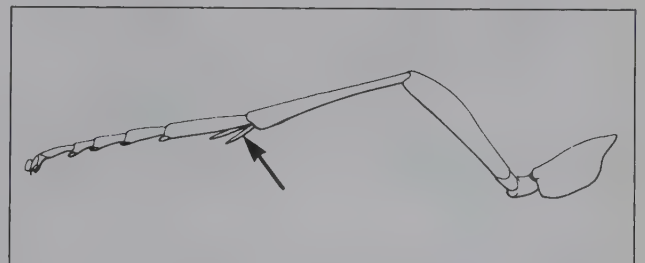
- **Esclerotizado (sclerotized).** Se refiere al tegumento del cuerpo; relativamente duro y usualmente con áreas de pigmentos oscuros en contraste con otras áreas sin color, flexibles y membranosas.
- **Escopa (scopa, scopae).** En Apiformes, una estructura en forma de brocha, conformada por pelos cortos y firmes, de igual longitud, usados para colección de polen.
- **Escultura (sculpture).** Marcas o patrones de impresión o elevaciones sobre la superficie de una estructura.
- **Espacio malar (malar space).** La distancia más corta entre la base de la mandíbula y el margen del ojo compuesto.



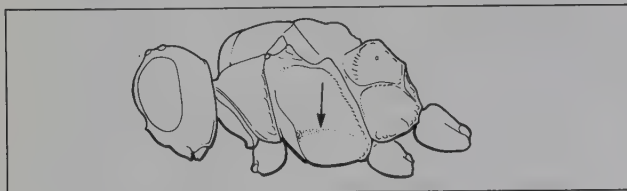
- **Espiráculo (spiracle, spiracular).** Una abertura pequeña, redonda u oval, sobre los lados del cuerpo, a través de la cual el aire entra a las tráqueas.



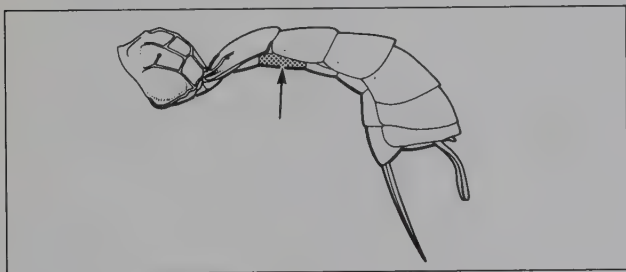
- **Espolón tibial (tibial spur).** Una extensión de la cutícula en forma de espina, conectada por un alveolo; usualmente en posición apical sobre las tibias.



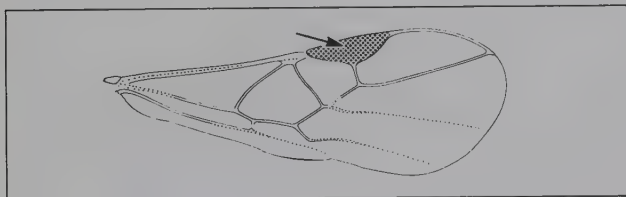
- **Esternaulo (sternaulus, sternaui).** La carena o surco horizontal lateroventral cerca del margen inferior de la mesopleura, extendida desde el extremo inferior de la carena epicnemial hasta la mesocoxa.



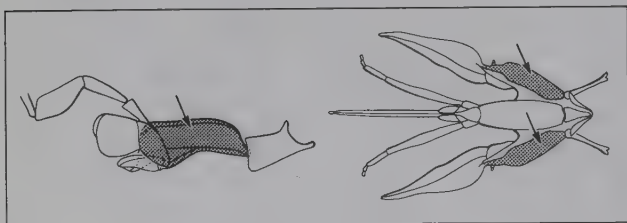
- **Esternito (sternite).** Subdivisión esclerotizada de un esterno limitada por surcos, líneas o áreas membranosas.
- **Esterno (sternum, sterna, sternal).** División ventral de un segmento corporal, que puede estar subdividida en esternitos; usualmente este término sólo se refiere a los segmentos del abdomen/metasoma y el protórax. Los esternos del mesotórax y metatórax se consideran invaginados dentro del tórax.



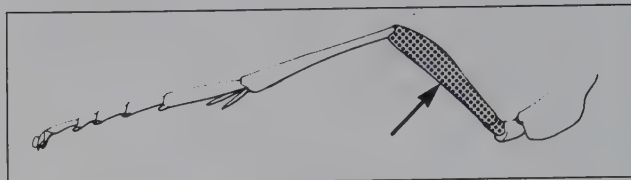
- **Estigma (stigma).** Una esclerotización gruesa y usualmente oscura sobre el ala anterior hacia el ápice de la vena costal. En Chalcidoidea, un agrandamiento en forma de botón hacia el ápice de la vena estigmal (Figura 4.14).



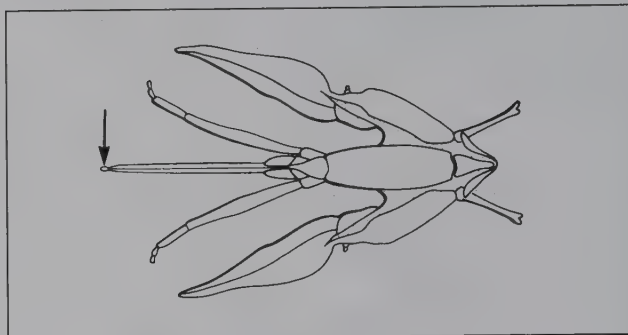
- **Estipe (stipes, stipites, stipital).** El mayor esclerito de la maxila; se articula basalmente con el cardo, apicalmente con la galea y la lacinia, y lateralmente con los palpos maxilares.



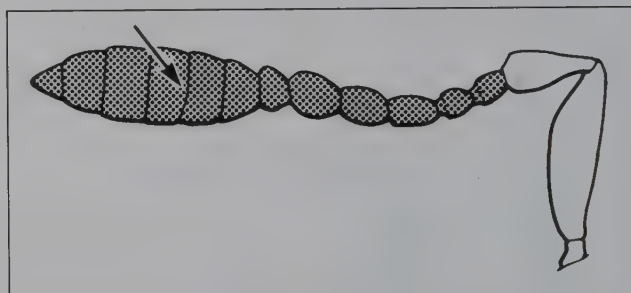
- **Fémur (femur, femora, femoral).** El tercer segmento de la pata, entre el trocánter y la tibia.



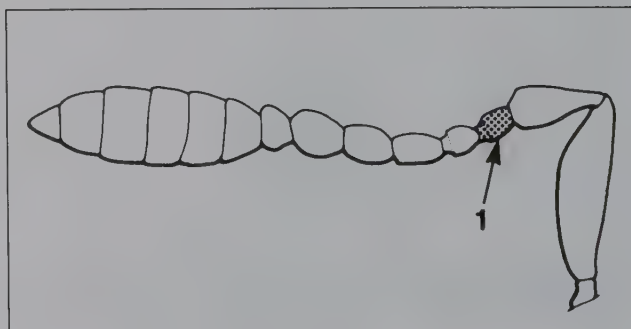
- **Flabelo (flabellum, flabella).** En Apiformes, una placa pequeña, tenue, hacia el ápice de la glosa.



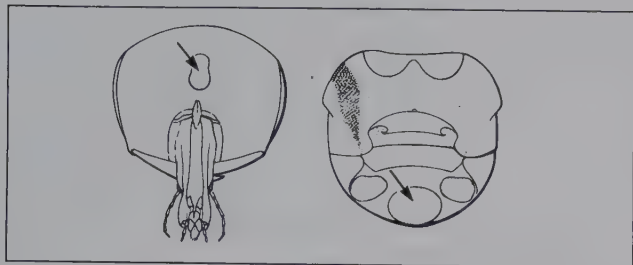
- **Flagelo (flagellum, flagella, flagellar).** La tercera división primaria o segmento de la antena; se articula con el pedicelo basalmente y casi siempre se subdivide en flagelómeros.



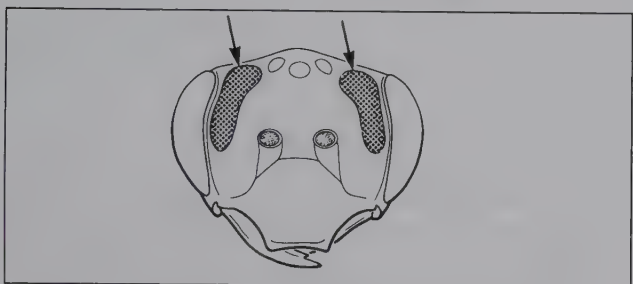
- **Flagelómero (flagellomere).** Una subdivisión en forma de segmento del flagelo; se numera consecutivamente desde la base del flagelo.



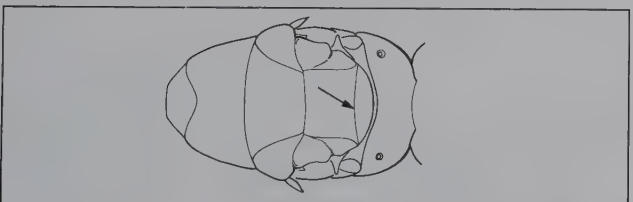
- **Foramen (foramen, foramina).** Un hueco en la pared del cuerpo a través de vasos y nervios. El foramen magnum es el agujero central en la parte posterior de la cabeza; el foramen propodeal es el agujero en el área posterior del propodeo.



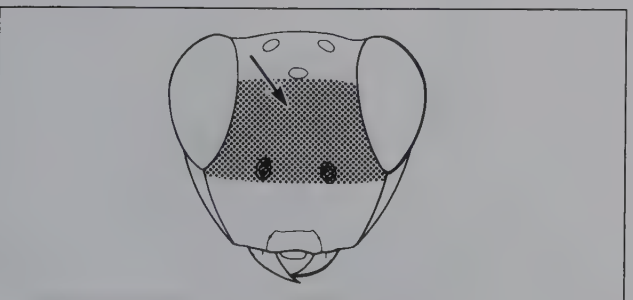
- **Fovea facial (facial fovea).** En Apoidea, un área deprimida, frecuentemente con pubescencia fina y densa a lo largo de la órbita interna del ojo compuesto.



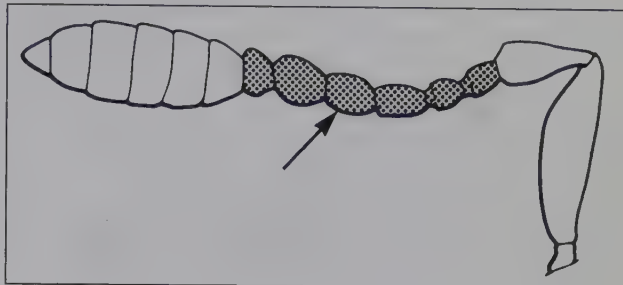
- **Freno (frenum, frena, frenal).** En Chalcidoidea, la línea transversa sobre el escudelo que delinea la porción posterior del escudelo, el área frenal.



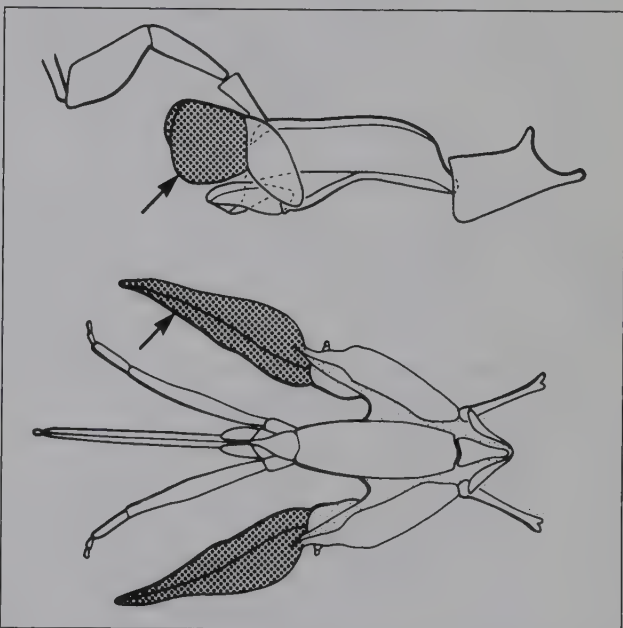
- **Frente (frons).** El área de la cabeza entre el margen ventral del tórulo y el margen anterior del ocelo medio (se debe anotar que esto no equivale a la verdadera frente de las larvas).



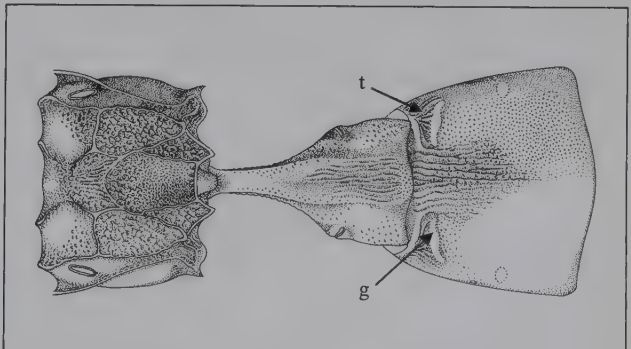
- **Funículo (funicle, funicular).** Grupo de flagelómeros entre el pedicelo y la maza antenal.



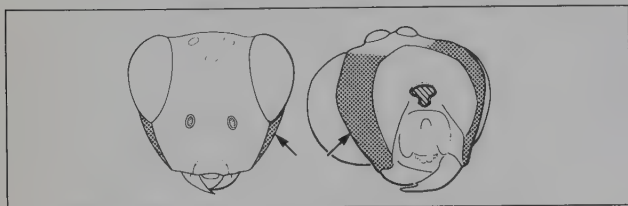
- **Galea (galea, galeae).** Lóbulo apical externo de la maxila, articulado basalmente con los estipes.



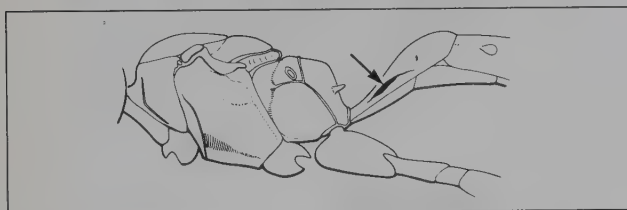
- **Gastrocelo-tiridio (gastrocoelus-thyridium, gastrocoeli).** En Ichneumoninae (Ichneumonidae), la impresión ovoide en posición anterolateral sobre el tergo 2, entre el espiráculo y la base. El gastrocelo incluye el tiridio (t), el cual es el área con escultura especializada, mientras que el gastrocelo (g) es la impresión misma.



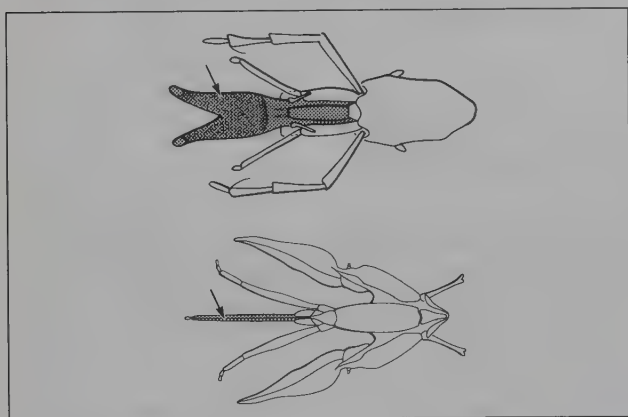
- **Gena (gena, genae, genal).** La mejilla; la parte lateral de la cabeza entre el ojo compuesto y la carena occipital (si está presente); de otra forma, la parte inferior (en cabezas hipognatas) o anterior (en cabezas prognatas) de la sección posterior de la cabeza entre el ojo y el occipucio.



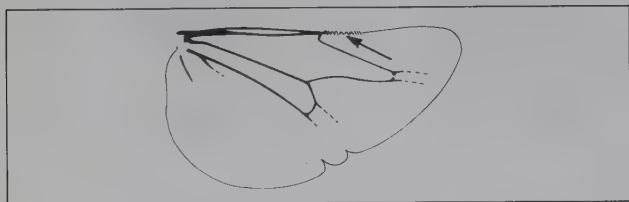
- **Glima (glymma, glymmae).** En Ichneumonidae, surco o hoyuelo en par en el lado del segmento metasomal 1 entre su base y el espiráculo; casi siempre está presente cuando el esterno 1 está libre del tergo 1 aunque ausente cuando el tergo 1 y el esterno 1 están fusionados.



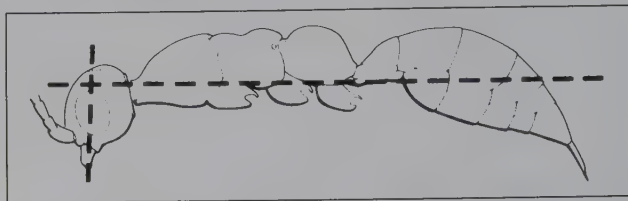
- **Glosa (glossa, glossae).** Lóbulos medios fusionados del labio articulado basalmente con el prementón.



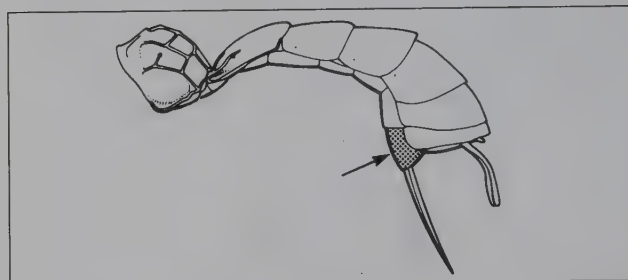
- **Hámulo (hamulus, hamuli).** Uno de una serie de ganchillos pequeños, como pestañas, sobre el margen anterior del ala posterior; en algunos grupos hay series de hámulos basales y apicales.



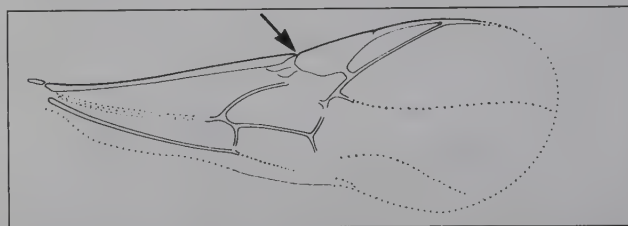
- **Hipognato (hypognathous).** Con la cabeza más o menos en ángulo recto con el plano (vertical) del cuerpo, de tal forma que las partes bucales estén dirigidas ventralmente (véase prognato).



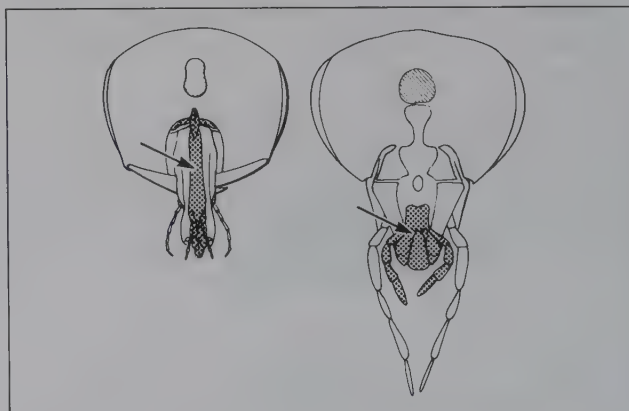
- **Hipopigio (hypopygium, hypopygial).** El último esterno visible del abdomen.



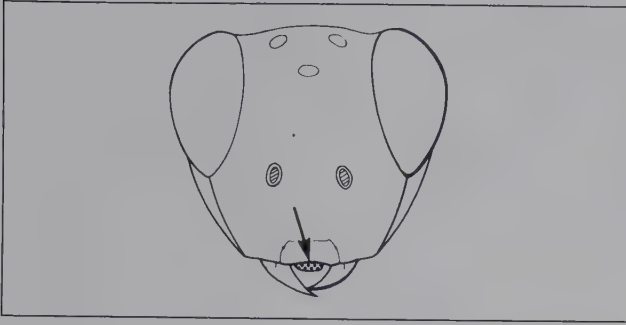
- **Incisión costal (costal notch).** Incisión sobre el margen del ala entre el ápice de la vena costal y la base del estigma.



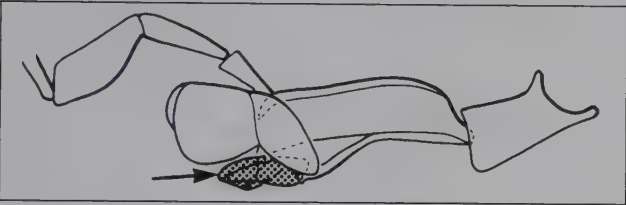
- **Labio (labium, labial).** El apéndice posterior, medial de las partes bucales entre y debajo de las maxilas, compuesto por el submentón, mentón, prementón, glosa, paraglosa, y palpos labiales.



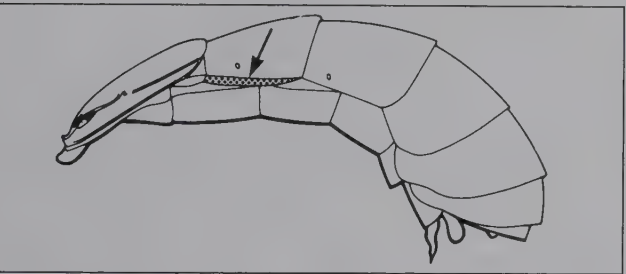
- **Labro (labrum, labral).** El apéndice anterior, medio, de las partes bucales unidas por debajo y frecuentemente oculto por el clipeo.



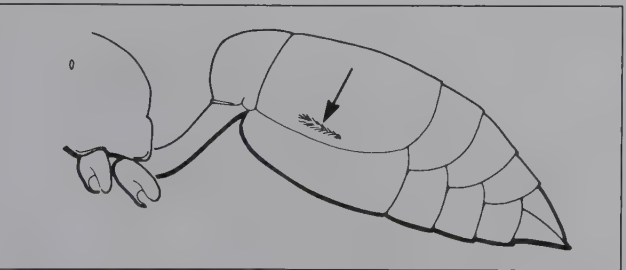
- **Lacinia (lacinia, laciniae).** El lóbulo interno apical de la maxila, articulado a los estipes.



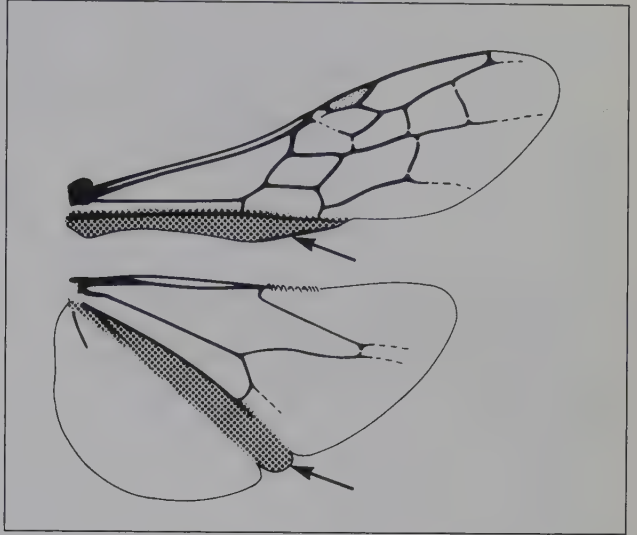
- **Lámina (lamina, laminae, laminate).** Palca tenue o proceso parecido a una hoja.
- **Lateroterguito (laterotergite).** La parte lateral de un tergo, separada de este por un pliegue, que puede estar colgante o plegada ventralmente (véase también tergo).



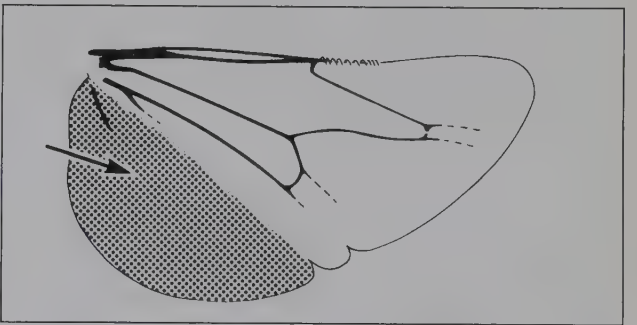
- **Línea de felpa (felt line).** En Mutillidae y Bradynobaenidae, una línea longitudinal de sedas aplanadas y poros secretorios, en posición lateral sobre el tergo metasomal 2.



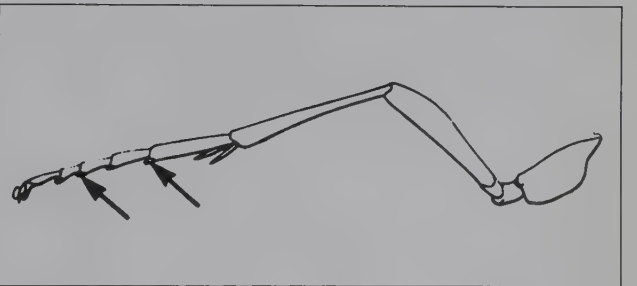
- **Lóbulo claval (claval lobe).** La parte posterior del ala detrás del pliegue claval y al frente del pliegue jugal, si está presente (véase también lóbulo jugal).



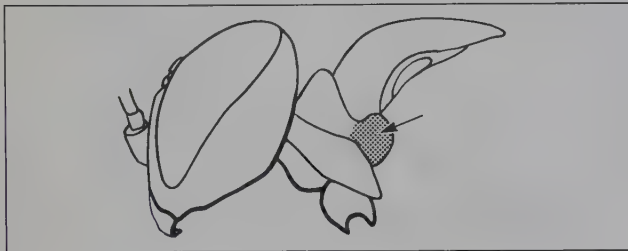
- **Lóbulo jugal (jugal lobe).** Área posterior del ala detrás de la vena 1A; sobresale de áreas más anteriores por un pliegue ligero (pliegue jugal) sobre el ala y por una incisión sobre el margen del ala (véase también lóbulo claval).



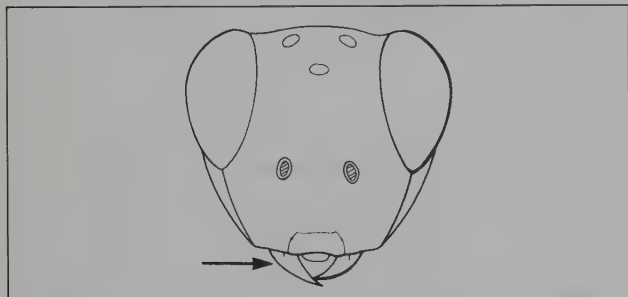
- **Lóbulo mesoscudal (mesoscutal lobe).** Véase mesoscudo.
- **Lóbulo plantar (plantar lobe).** Almohadilla pequeña, membranosa, que se proyecta desde el ápice ventral de los tarsómeros 1 a 4.



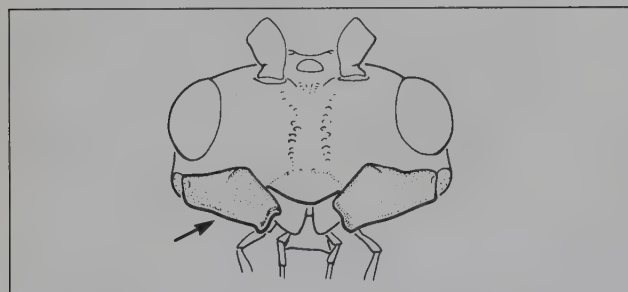
- **Lóbulo pronotal (pronotal lobe).** Extensión redondeada posterolateral del pronoto que cubre el espiráculo mesotorácico.



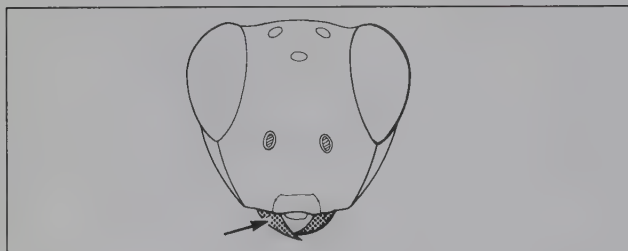
- **Mandíbula endodonta (endodont mandible).** Mandíbula con los dientes dirigidos hacia adentro, de tal forma que cuando las mandíbulas están cerradas sus puntas apuntan hacia sus bases (véase exodonta).



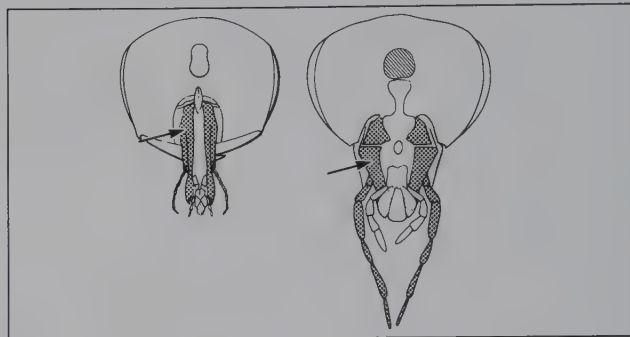
- **Mandíbula exodonta (exodont mandible).** Mandíbula con los dientes dirigidos hacia afuera de tal forma que cuando las mandíbulas están cerradas sus puntas apuntan hacia afuera (véase endodonta).



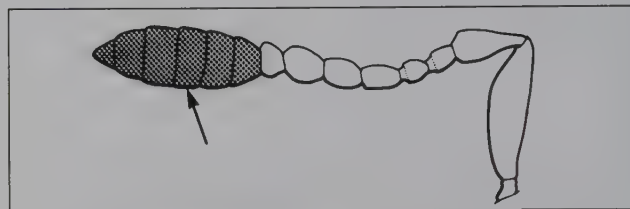
- **Mandíbula (mandible, mandibular).** De las partes bucales el apéndice lateral y en par, fuertemente esclerotizado para morder y masticar, entre el labio y la maxila.



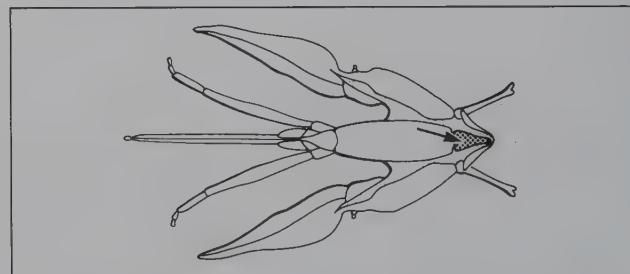
- **Maxila (maxilla, maxillae, maxillary).** Apéndices en par de las partes bucales entre la mandíbulas y el labio, conformados por cardo, estipes, lacinia, galea, y palpos maxilares.



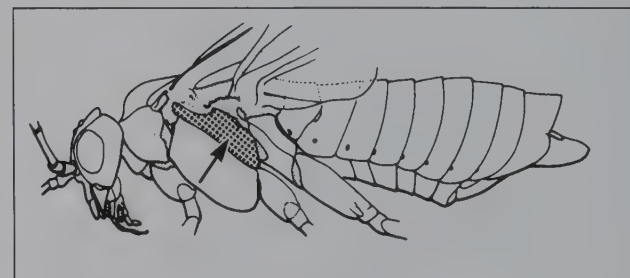
- **Maza (club).** El flagelómero o flagelómeros apical(es) agrandado(s) en una antena (véase también funículo).



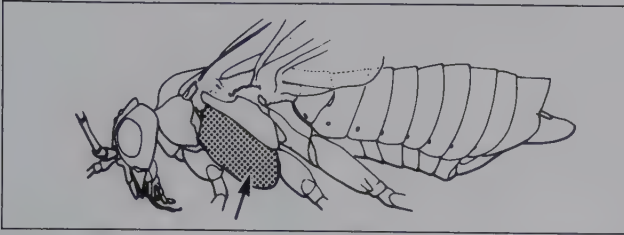
- **Mentón (mentum).** El esclerito basal articulado basalmente con el submentón y apicalmente con el prementón; frecuentemente fusionado con este último e indistinguible como un esclerito separado.



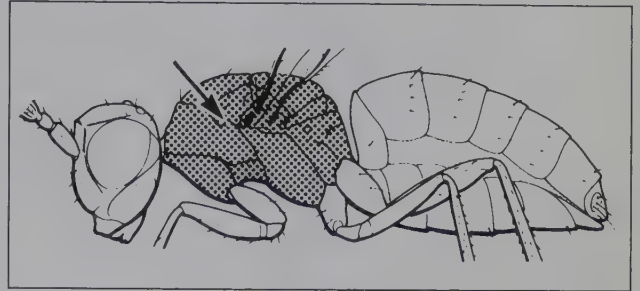
- **Mesepímero (mesepimeron).** La subdivisión posterior de la mesopleura, usualmente pequeña en relación con el mesepisterno, o casi ausente.



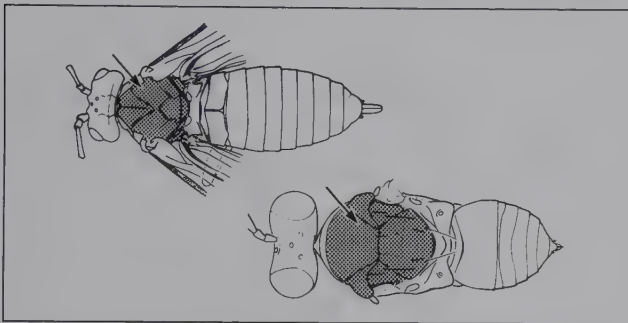
- **Mesepisterno (mesepisternum).** La subdivisión anterior de la mesopleura, que usualmente comprende gran parte de la mesopleura.



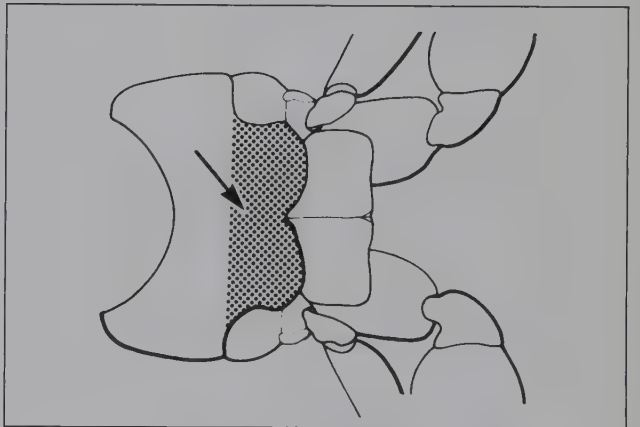
- **Mesosoma (mesosoma, mesosomata, mesosomal).** En Apocrita, el tórax más el propodeo (véase tórax).



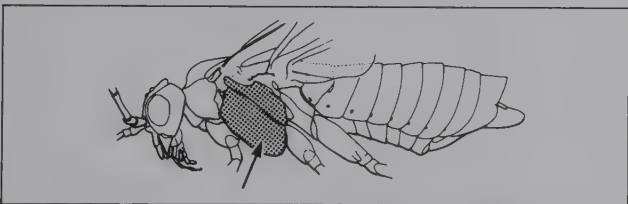
- **Meso (mes, meso).** Prefijo de origen griego que hace referencia a parte(s) media(s); se usa latinizado.
- **Mesonoto (mesonotum).** La parte dorsal del mesotórax.



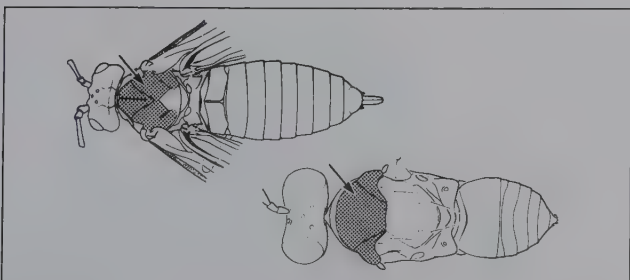
- **Mesosterno (mesosternum).** El esterno del mesotórax, usualmente invaginado y no visible, pero algunas veces usado en forma inapropiada como un término general para la superficie ventral del mesotórax, como cuando está modificado en una placa aplanada con lóbulos que se proyectan posteriormente (véase también mesopleura).



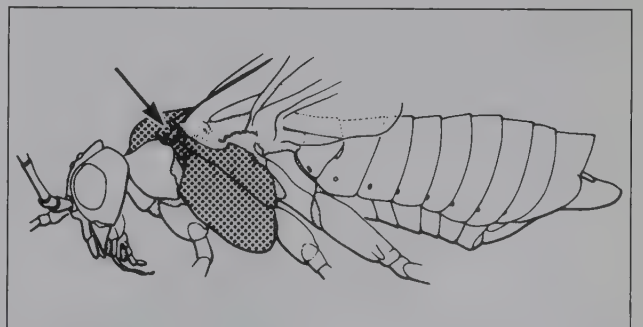
- **Mesopleura (mesopleuron).** La parte lateral y ventral del mesotórax (véase también mesosterno).



- **Mesoscudelo, mesoscutelo (mesoscutellum).** Véase escudelo.
- **Mesoscuto, mesoscuto (mesoscutum).** El mesonoto, excluyendo al escudelo; en grupos con articulación transcutal, la porción del mesonoto anterior a la articulación; el mesoscuto está usualmente dividido por un notaulo en una parte medial y dos lóbulos laterales (véase también escudo).

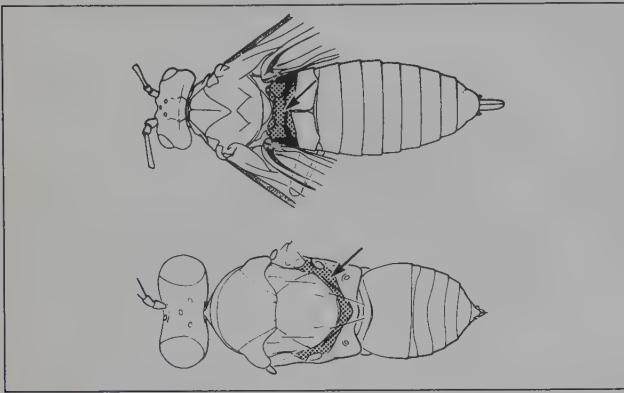


- **Mesotórax (mesothorax).** La segunda y más grande de las tres subdivisiones primarias del tórax; lleva el par medio de patas y, cuando están presentes, las alas anteriores.

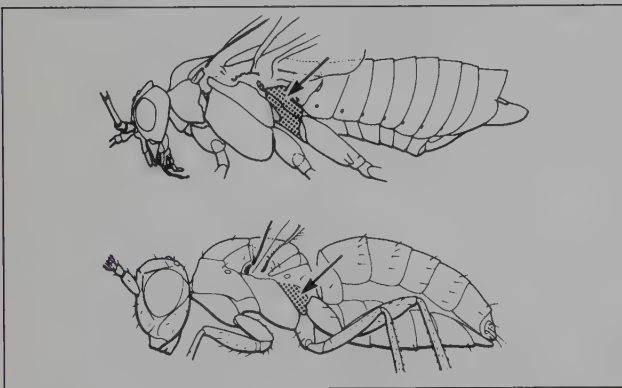


- **Meta (met, meta).** Prefijo griego que significa posterior; se usa latinizado.

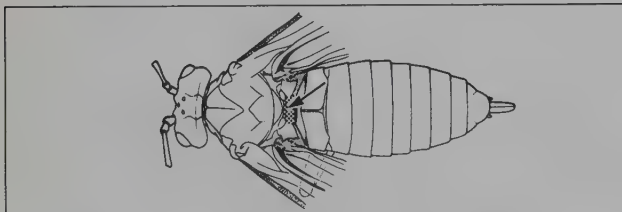
- **Metanoto (metanotum).** Parte dorsal del metatórax.



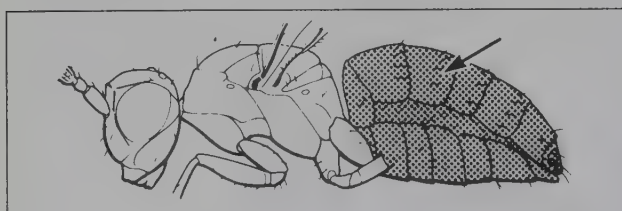
- **Metapleura (metapleuron).** Partes lateral y ventral del metatórax.



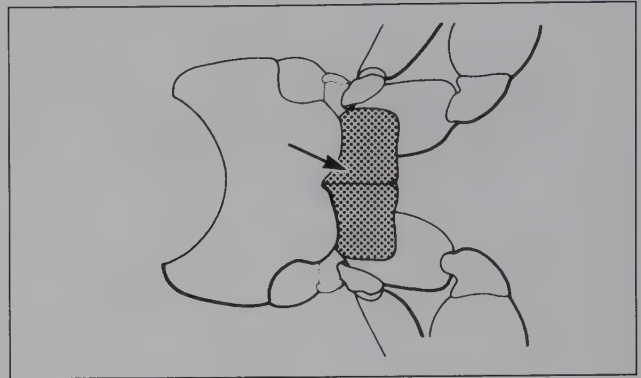
- **Metascudelo, metascutelo (metascutellum).** En «Symphyta», la región media del metanoto.



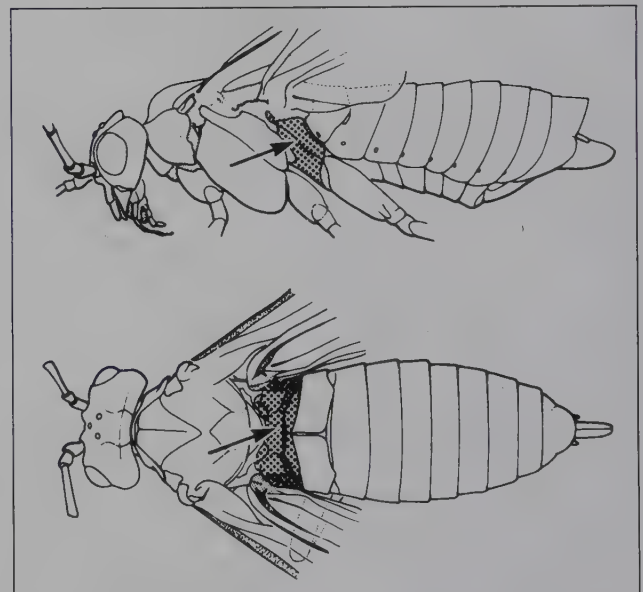
- **Metasoma (metasoma, metasomata, metasomal).** En Apocrita, el abdomen aparente, que consiste en el abdomen excluyendo el primer segmento o propodeo. En este libro el primer segmento metasomal (frecuentemente acortado, angosto, no claramente visible), se numera 1 (véase abdomen).



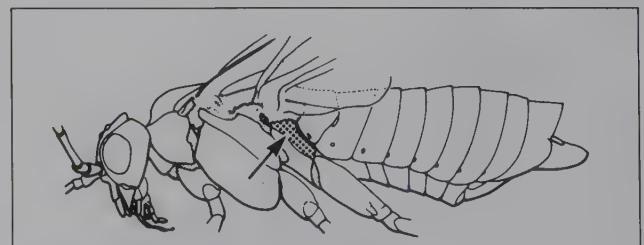
- **Metasterno (metasternum).** El esterno del metatórax, usualmente invaginado y no visible, algunas veces usado como un término general para la superficie ventral del metatórax.



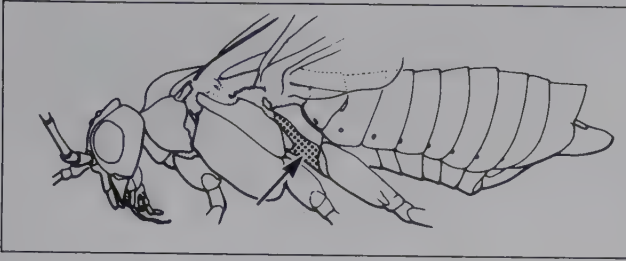
- **Metatórax (metathorax).** Tercera de las tres subdivisiones primarias del tórax, la cual lleva el par de patas posteriores y, si están presentes, las alas posteriores.



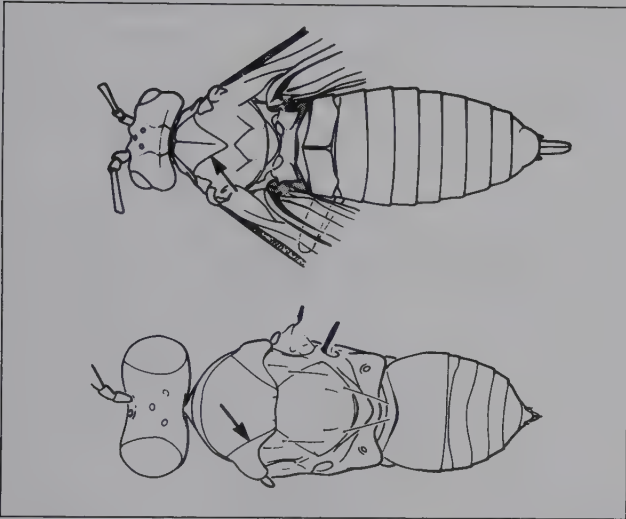
- **Metepímero (metepimeron).** La subdivisión posterior de la metapleura.



- **Metepisterno (metepisterno).** La subdivisión anterior de la metapleura. Placa basitibial (**basitibial plate**). En Apoidea, una región pequeña, plana, sin pelos, que se eleva sobre la superficie dorsal de la metatibia en su base.



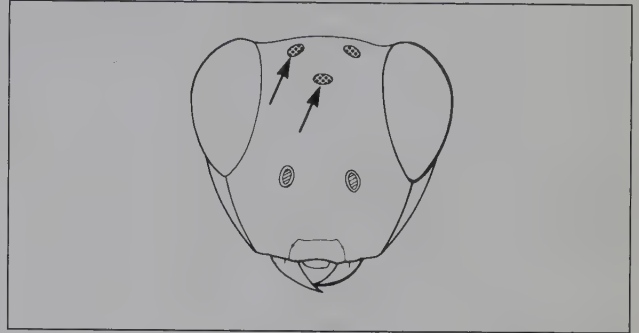
- **Notaulo (notaulus, notauli).** Surco longitudinal usualmente oblicuo, sobre el mesoscuto; frecuentemente divide el mesoscuto en dos partes, media y lateral.



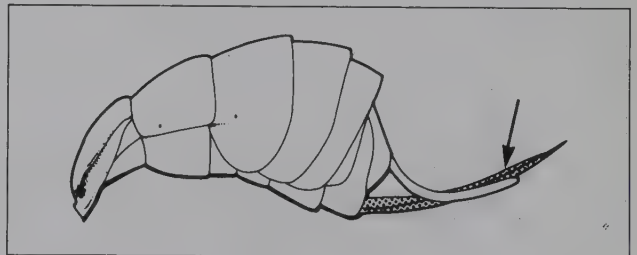
- **Noto (notum, nota, notal).** Tergum torácico, usualmente subdividido en escudo y escudelo.
- **Occipucio (occiput, occipital).** La parte posterior de la cabeza detrás del vértice (dorsalmente) y de las genas (lateralmente). Si una carena occipital está presente, el occipucio es el área entre esta y el angosto posoccipucio que rodea el foramen magnum (véase también postgena).



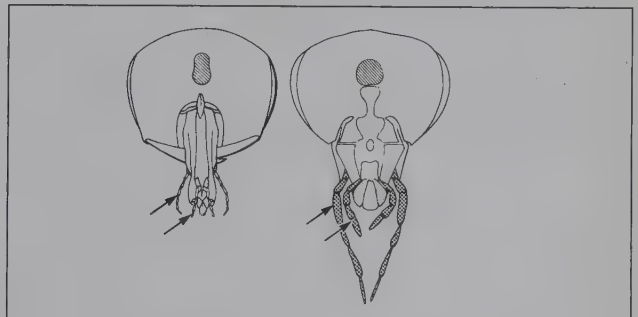
- **Ocelo (ocellus, ocelli, ocellar).** Un ojo simple, que consiste en una única faceta (omatido) redondeada u oval. Hymenoptera tiene usualmente tres ocelos: uno mediano (anterior) y dos laterales (posteriores).
- **Omaulo (omaulus).** Carena que se origina en la base inferior del lóbulo pronotal y se extiende posterior ventralmente (como en la figura 40.2, om).



- **Órbita (orbit).** El borde estrecho alrededor del ojo. Las órbitas internas y externas son aquellas partes de la cara más la frente y la gena, respectivamente, inmediatamente detrás del ojo.
- **Ovipositor (ovipositor).** En hembras, una estructura delgada, en par y entrecerrada, en forma de sierra o tubular, que se usa para la puesta de huevos o, en Aculeata, para aguijonear o, en algunos Ichneumonoidea, para ambas funciones; este puede estar escondido o puede extenderse hacia el ápice del cuerpo, con la protección de un par de vainas del ovipositor.

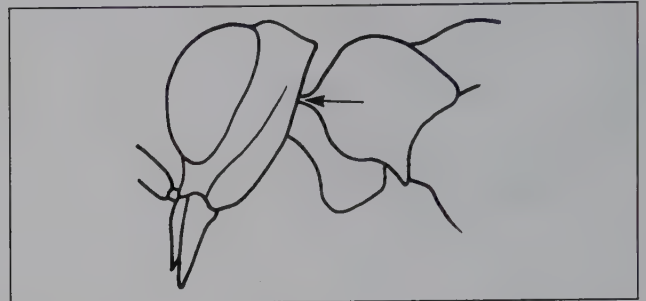
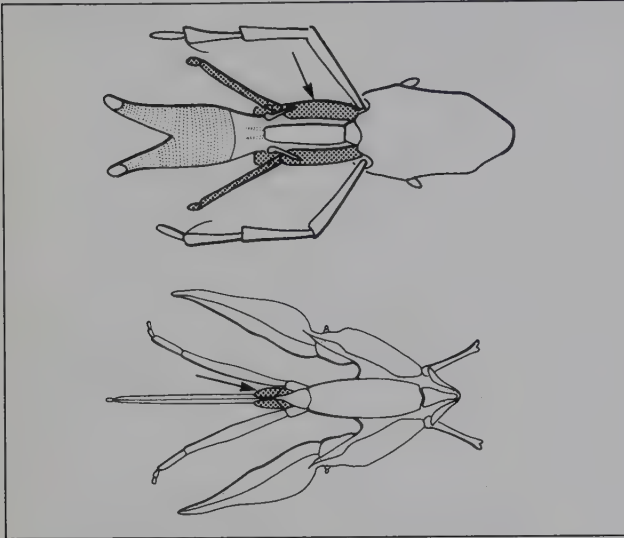


- **Palpos (palpus, palpi, palpal).** Apéndices sensorios en par, de maxilas y labio; consta de uno a seis segmentos y uno a cuatro segmentos, respectivamente.



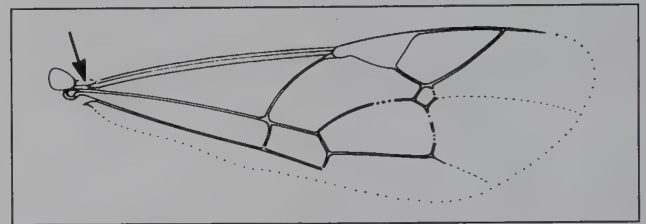
- **Paraglosa (paraglossa, paraglossae).** Lóbulo lateral en par del labio, articulado basalmente con el prementón, lateral a la base de la glosa.

- **Pedunculado (pedunculate).** Una condición intermedia entre sésil y peciolado (véase también pecíolo).
- **Pestaña pronotal (pronotal flange).** Borde anterior proyectado del pronoto, frecuentemente oculto por la cabeza.

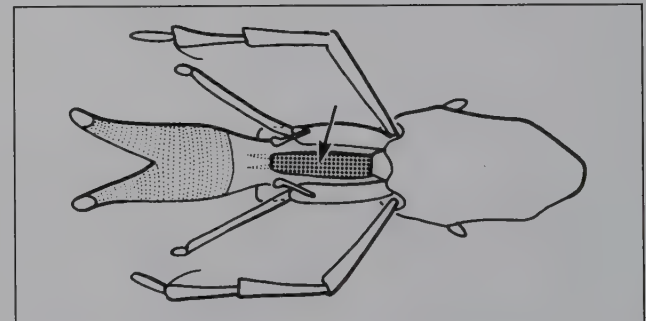
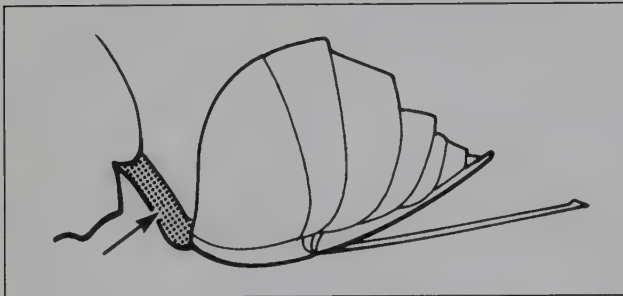


- **Partes bucales (mouthparts).** Apéndices de la cabeza usados para alimentación; incluye labro, hipofaringe, mandíbulas, maxilas y labio.
- **Pecíolo (petiole).** Parte del metasoma, usualmente primer segmento metasomal; en muchos Hymenoptera la unión usualmente angosta, de lados paralelos, que une al metasoma con el propodeo.

- **Placa humeral (humeral plate).** El esclerito anterior del ala en la base de la vena C, apical a la tégula.

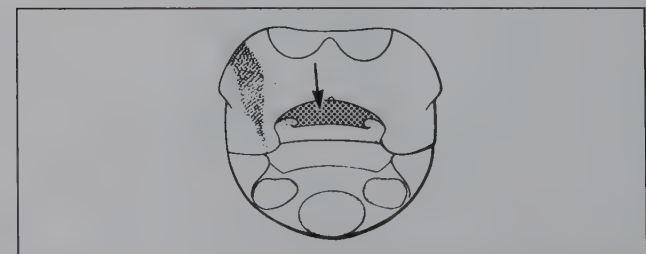
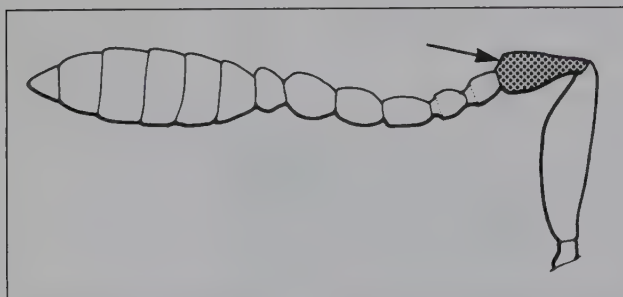


- **Placa lingual posterior (posterior lingual plate).** Un esclerito sobre la superficie posterior (ventral) de la glosa.

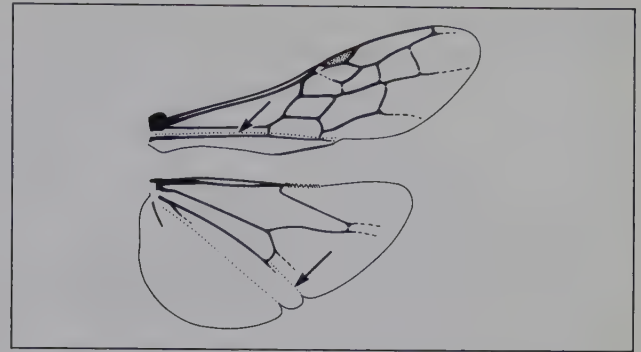
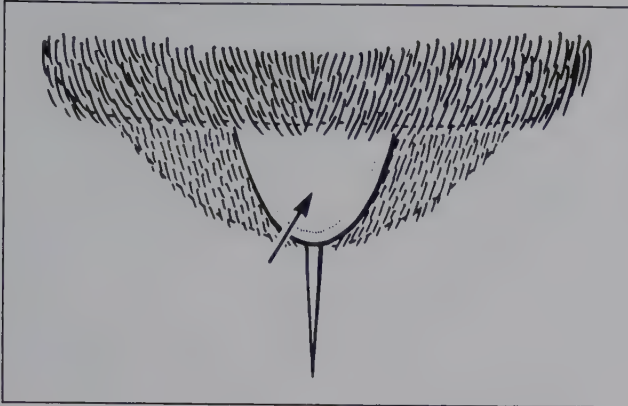


- **Pedicelo (pedicel).** La segunda división primaria o segmento de la antena; se articula apicalmente con el flagelo y basalmente con el escapo.

- **Placa mesotrocantinal (mesotrochantinal plate).** La parte ventral del mesotórax curvada hacia el metasterno, debajo de la base de la mesocoxa; visible sólo removiendo la mesocoxa.

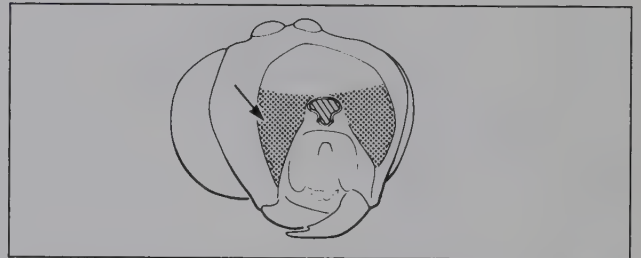
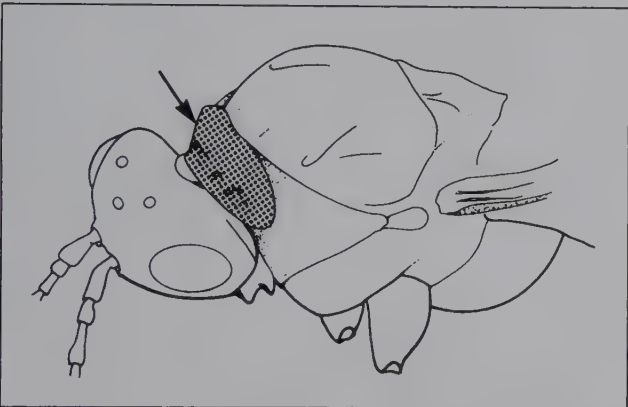


- **Placa pigidial (pygidial plate).** Área especializada del tergo del último segmento externamente visible del metasoma; usualmente aplanada y delimitada lateralmente por carenas o surcos.



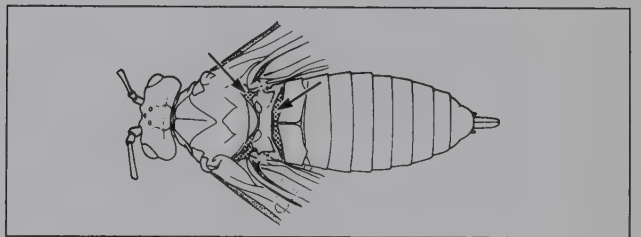
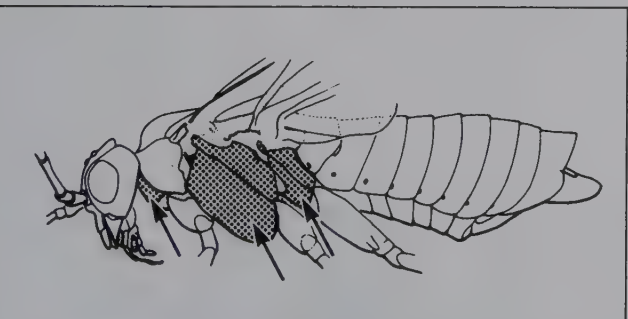
- **Posgena (postgena, postgenal).** Parte inferior del occipucio; cuando la carena occipital está ausente, la gena y posgena forman una estructura continua, y toda el área inferior constituye la gena (véase también occipucio).

- **Placa pronotal (pronotal plate).** En Cynipoidea, el disco dorsal del pronoto.

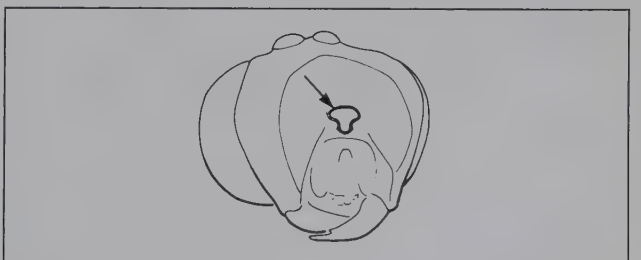


- **Posnota (postnotum).** Esclerito posterior del mesonoto y metanoto detrás del escudelo. El posnota del metatórax está fusionado dorsalmente con el tergo abdominal 1 y lateralmente con el metepímero; en Apocrita el posnota raramente es visible, o lo es sólo como una línea impresa en frente del propodeo.

- **Pleura (pleura, pleuron).** La parte lateral de un segmento del cuerpo, comúnmente del tórax donde puede ocupar el área ventral anterior del protórax y las áreas laterales y ventrales del meso y metatórax.

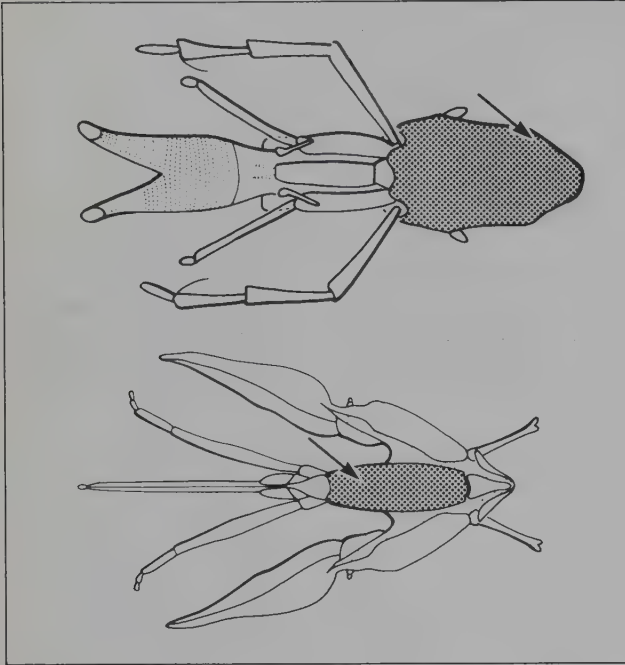


- **Posoccipucio (postocciput, postoccipital).** Área estrecha que rodea el foramen magnum, separada del occipucio por el surco posoccipital.

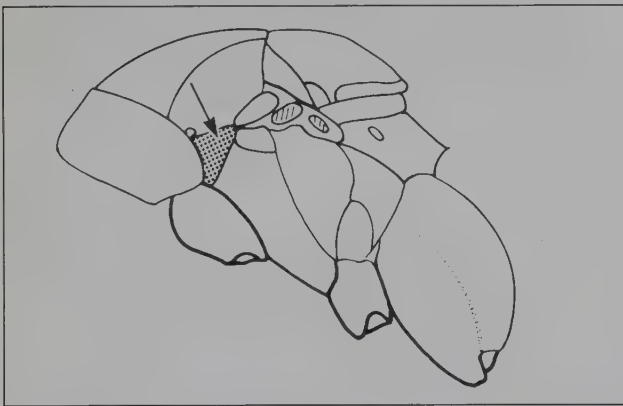


- **Pliegue claval (claval fold).** En las alas, un surco anterior y paralelo a la vena 1A, el cual se extiende a la escotadura claval del margen alar.

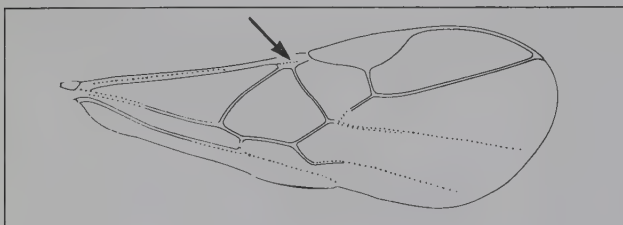
- **Prementon (prementum).** Esclerito labial que se articula basalmente con el mentón y lleva la glosa, paraglosa, y apicalmente los palpos.



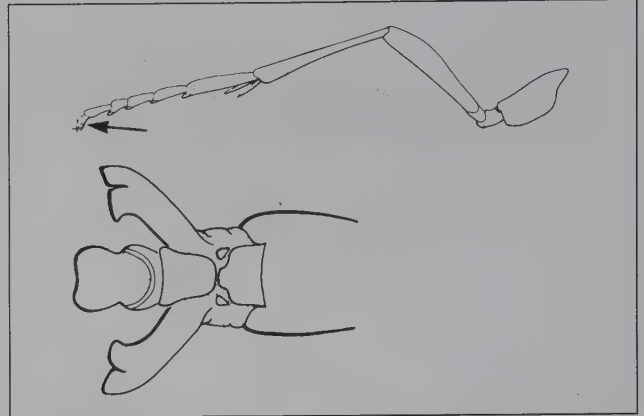
- **Prepecto (prepectus).** Esclerito del tórax entre el pronoto y el mesepisterno (véase también epicnemio).



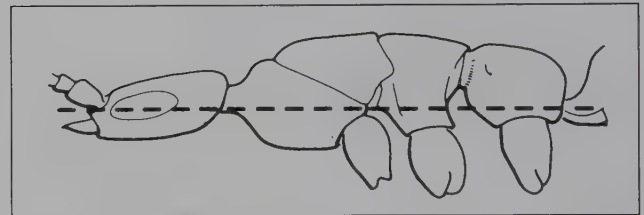
- **Prestigma (prestigma).** Ápice agrandado y esclerotizado de una o más venas sobre el margen anterior del ala, basal a la incisión costal y casi continua con el estigma.



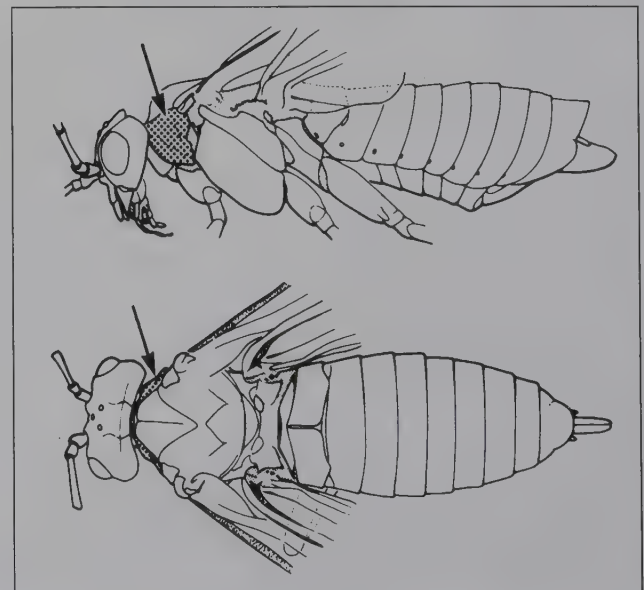
- **Pretarso (pretarsus).** El segmento apical de la pata, el cual lleva las uñas y estructuras asociadas (véase también arolio).



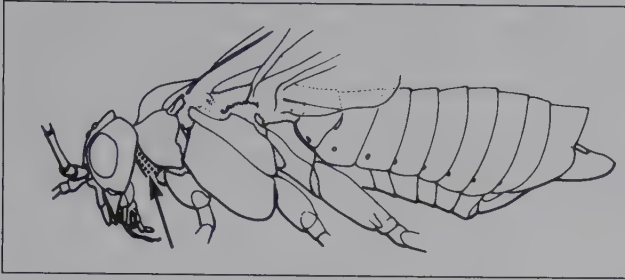
- **Pro (pro).** Prefijo latino que significa antes o anterior.
- **Prognato (prognathous).** Con la cabeza más o menos en el mismo plano del cuerpo (horizontal) de tal forma que las partes bucales están dirigidas anteriormente (véase hipognato).



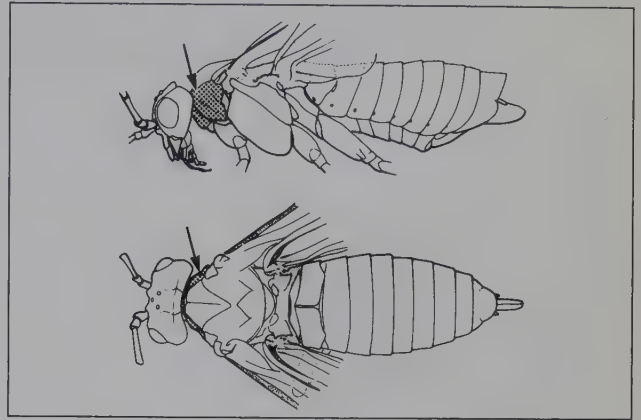
- **Pronoto (pronotum, pronotal).** El esclerito dorsal del protórax; en muchos Hymenoptera, ocupa también la parte dorsolateral o lateral del protórax.



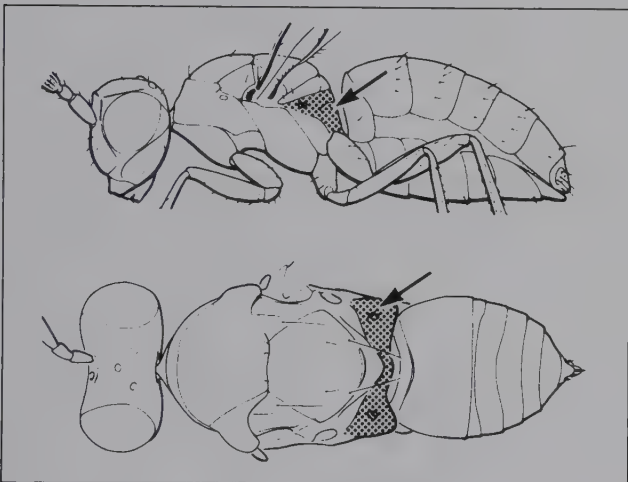
- **Propleura (propleuron, propleura).** La parte lateral del protórax. En Hymenoptera, está desplazada de alguna forma por el pronoto, de modo que ocupa una posición oblicua ventrolateral y anterior al pronoto.



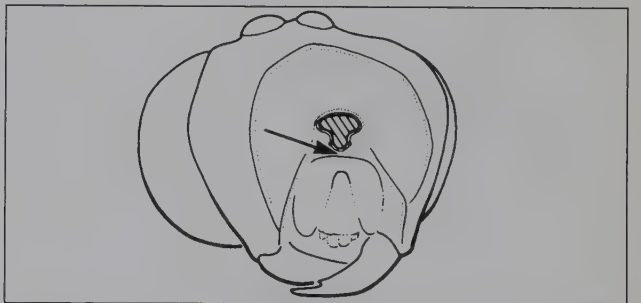
- **Protórax (prothorax).** Primera de las tres subdivisiones primarias del tórax, compuestas por el pronoto, la propleura, y el prosterno.



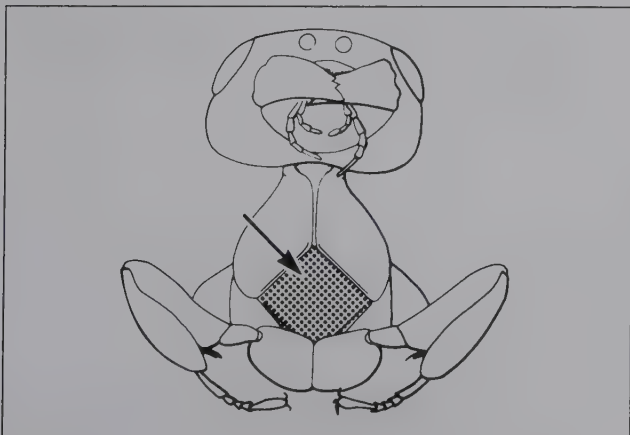
- **Propodeo (propodeum, propodeal).** En Apocrita, el primer tergo del abdomen, ampliamente fusionado (e inamovible) con el metanoto y con cada metapleura del tórax, y usualmente en unión estrecha y flexible con el resto del abdomen (véase también abdomen, metasoma, tórax).



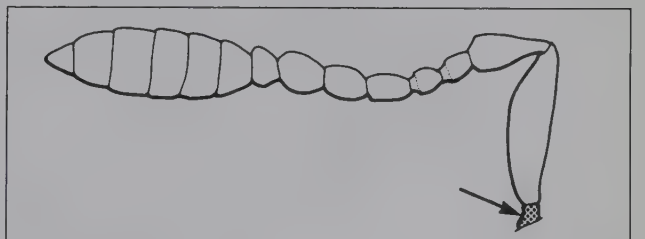
- **Pubescencia (pubescence).** Conjunto de pelos cortos, densos y finos sobre el cuerpo.
- **Puente hipostomal (hypostomal bridge).** La porción posterior esclerotizada de la cabeza que algunas veces separa el foramen magnum de la cavidad oral (el puente puede algunas veces estar formado por la fusión media de la posgena o gena y se llama entonces puente posgenal o genal).



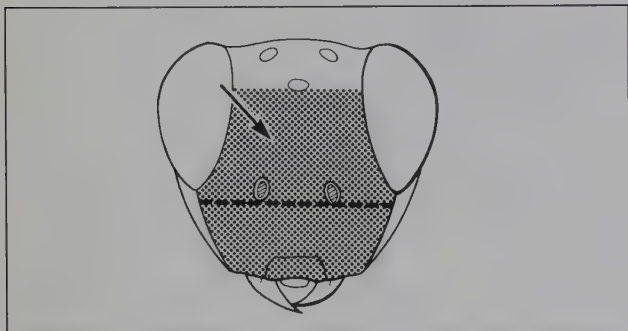
- **Prosterno (prosternum).** Esclerito ventral del protórax, entre las propleuras.



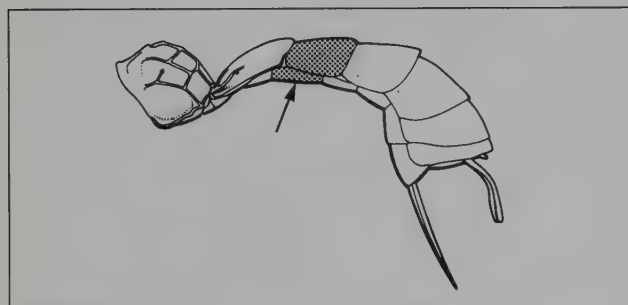
- **Puntuado (punctate).** Que lleva hoyuelos o puntos impresos finos.
- **Quela (chela, chelae, chelate).** En Dryinidae, un tarso modificado en el cual el tarsómero apical forma una estructura de agarre en oposición a la uña tarsal; una especie de pinza.
- **Radícula (radicle).** Parte basal del escapo frecuentemente bien definida por una constricción; se articula con el tórulo.



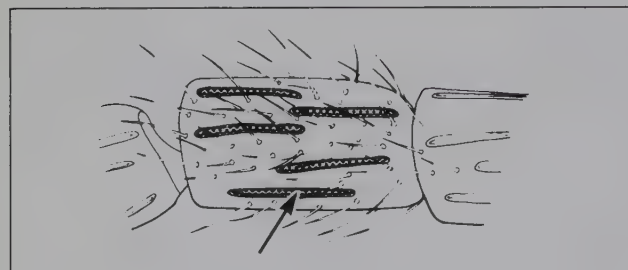
- **Recumbente (recumbent).** Sedas o pelos que reposan paralelos a la superficie del cuerpo.
- **Reticulado (reticulate).** Cubierto con una red o trama de líneas.
- **Rostro (rostrum).** Superficie anterior de la cabeza entre los ojos compuestos, desde la cavidad oral hasta el ocelo anterior.



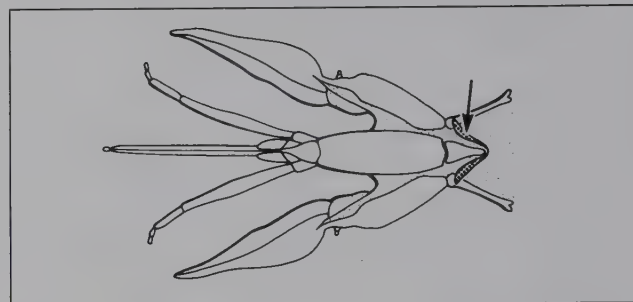
- **Seda (seta, setae, setal).** Una extensión sensible, delgada, en forma de pelo, de la cutícula, conectada a la pared del cuerpo por un alveolo.
- **Segmento (segment).** Anillo o subdivisión del cuerpo o de un apéndice entre áreas flexibles, el cual lleva músculos intrínsecos.



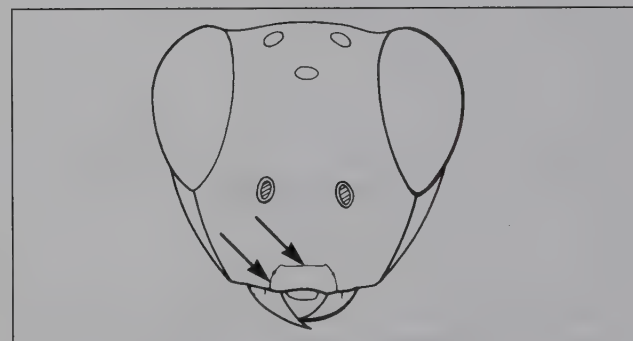
- **Sensila (sensillum, sensilla).** Un órgano de sentido, como una seda, o una unidad estructural de un órgano de sentido compuesto.
- **Sensila placoide (placoid sensillum, sensilla).** Una estructura sensorial alargada, en forma de placa, o redondeada en forma de techo o surco; usualmente se menciona cuando se hace referencia a los flagelómeros.



- **Sésil (sessile).** Una estructura unida a otra, sin constricción aparente (véase pedunculado, peciolado).
- **Sub (sub).** Prefijo latino que significa debajo; también se usa significando casi (por ejemplo subapical). Quizás en español es más correcto el uso de *semi-*.
- **Submentón (submentum).** El esclerito basal del labio que se articula apicalmente con el mentón; en Apoidea, un esclerito frecuentemente en forma de V (por lo común llamado *lorum*) con un brazo que se articula con cada cardo y en medio se articula con el mentón.



- **Surco (groove).** Impresión lineal sobre un esclerito (véase también sutura).
- **Surco episternal (episternal groove).** Véase surco mesepisternal.
- **Surco epistomal (epistomal groove).** Un surco que define los márgenes lateral y dorsal del clipeo.



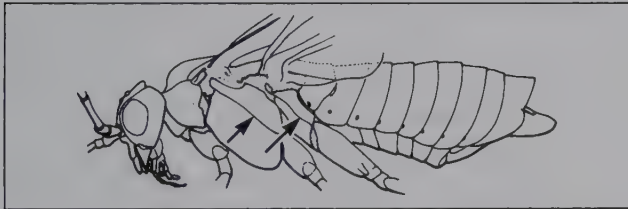
- **Surco escrobal (scrobal groove).** Un surco horizontal sobre la mesopleura, que puede continuarse anteriormente con el surco episternal y termina posteriormente hacia el surco pleural.



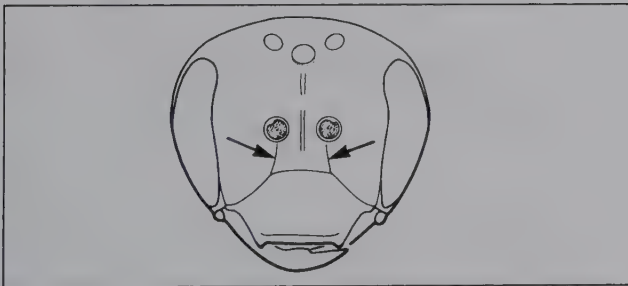
- **Surco mesepisternal (mesepisternal groove).** Un surco de la mesopleura, que se extiende ventralmente desde un hoyuelo debajo de la base del ala anterior y, cuando está completo, alcanza el margen anteroventral del mesotórax.



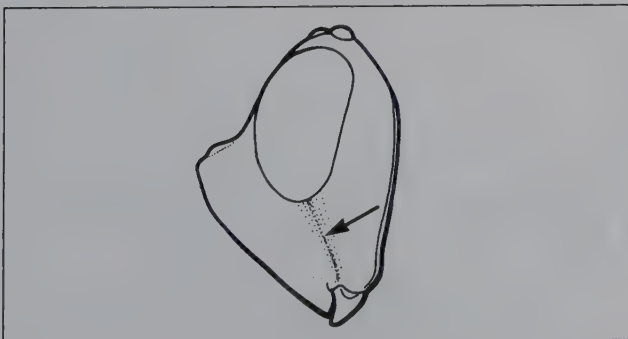
- **Surco pleural (pleural groove).** Surco sobre la mesopleura y metapleura que se extiende entre la base del ala y la articulación de la coxa; separa el episterno del epímero.



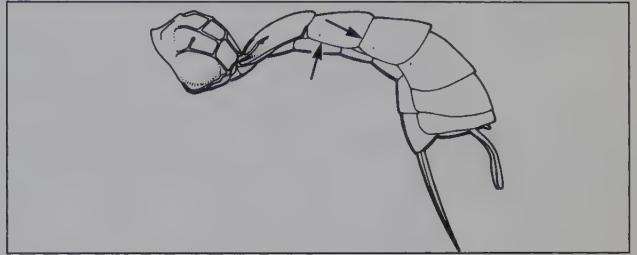
- **Surco subantenal (subantennal groove).** En Apiformes, uno o dos surcos finos entre el tórulo y el clipeo.



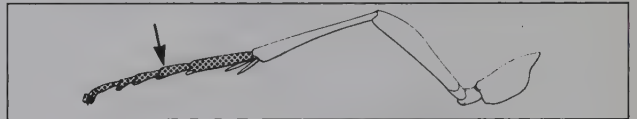
- **Surco subocular (subocular groove).** Un surco que se extiende desde el margen ventral del ojo hasta la articulación anterior o facial de la mandíbula.



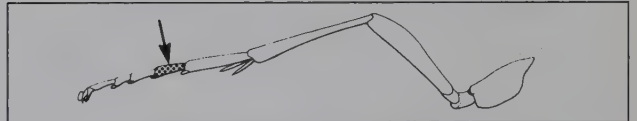
- **Sutura (suture).** Una línea o área membranosa sobre la cutícula que indica la unión de dos placas o escleritos inicialmente separados.



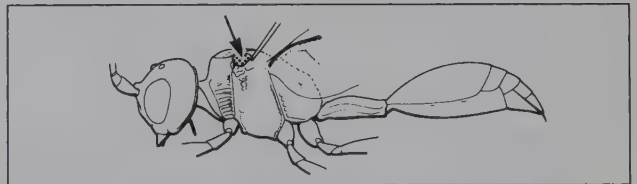
- **Sutura notopleural (notopleural suture).** Un surco que separa el mesonoto de la mesopleura.
- **Tarso (tarsus, tarsi, tarsal).** El quinto segmento de la pata, unido basalmente a la tibia y subdividido en tarsómeros.



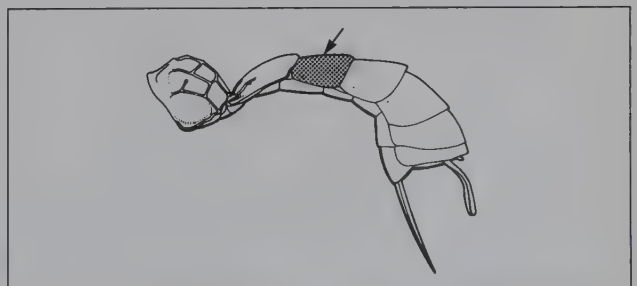
- **Tarsómero (tarsomere).** Una subdivisión del tarso; cada tarso lleva de 3 a 5 tarsómeros.



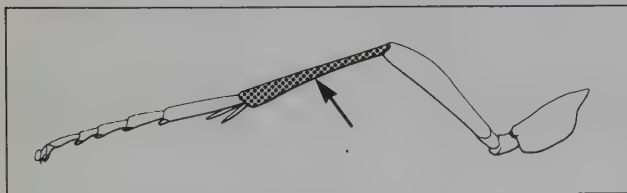
- **Tégula (tegula, tegulae).** Un esclerito pequeño, en forma de escama, que cubre la base del ala anterior, basal a la placa humeral.



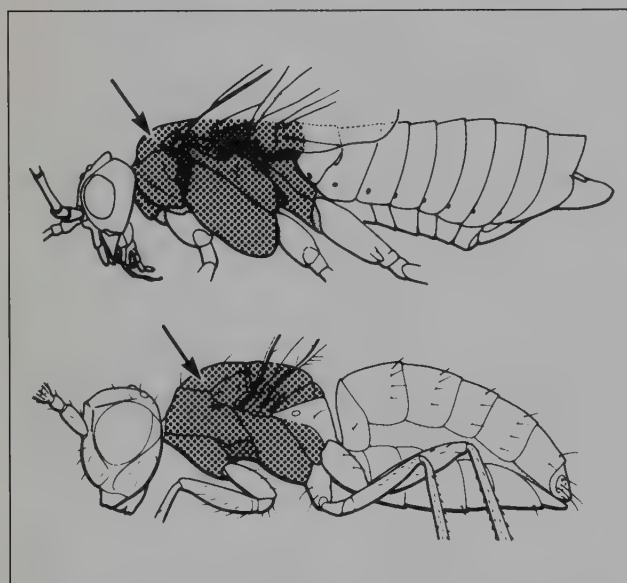
- **Tergo (tergum, terga, tergal).** Esclerito dorsal de un segmento corporal, que puede estar subdividido en terguitos; específicamente utilizado para el abdomen/meta-soma (ver lateroterguito).



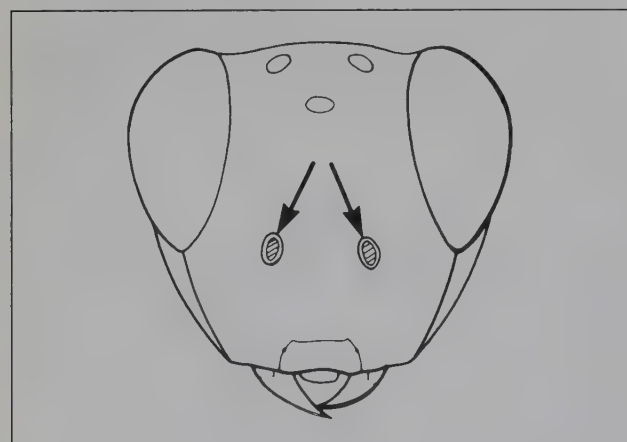
- **Terguito (tergite).** Subdivisión esclerotizada de un tergo limitada por surcos, áreas o líneas membranas (véase lateroterguito, tergo).
- **Tibia (tibia, tibiae, tibial).** Cuarto segmento de la pata, entre el fémur y el tarso.



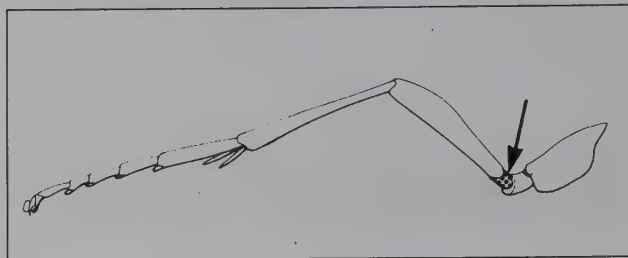
- **Tiridio (thyridium).** Véase gastrocelo.
- **Tórax (thorax, thoraces, thoracic).** División principal del cuerpo, entre la cabeza y el abdomen, a la cual están unidas las patas (véase mesosoma).



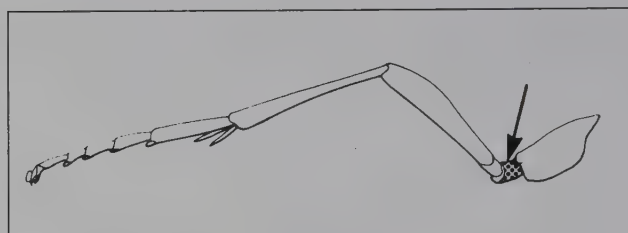
- **Tórulo (torulus, toruli).** Alveolos en par, en el frente de la cabeza sobre los cuales se articulan los escapos.



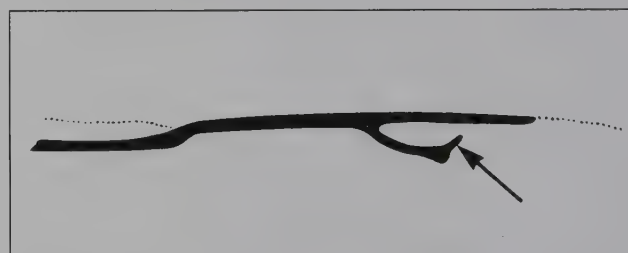
- **Trocantelo (trochantellus).** El extremo basal del fémur, que se ve como un segundo segmento del trocánter.



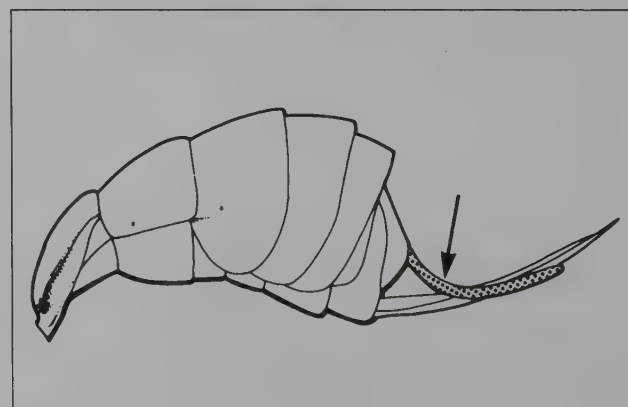
- **Trocánter (trochanter).** El segundo segmento de cada pata, entre la coxa y el fémur.



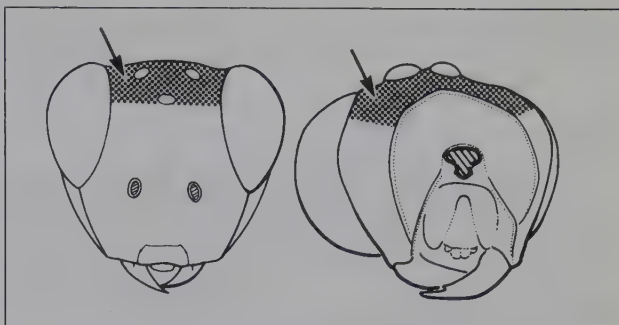
- **Truncado (truncate).** Cortado en la punta.
- **Unco (uncus).** En Chalcidoidea, un tocón o cepa corto, angosto, cerca del ápice de la vena estigmal, dirigido hacia la vena posmarginal.



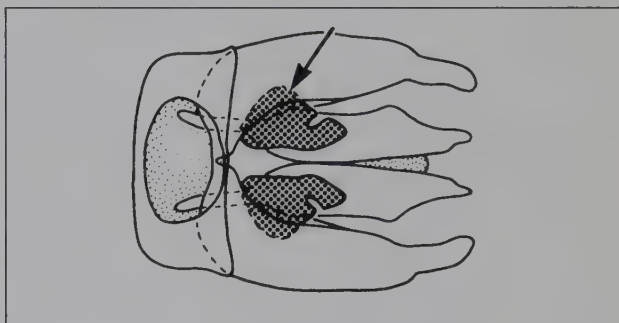
- **Vaina del ovipositor (ovipositor sheath).** Una estructura en par, esclerotizada, que guarda la parte externa del ovipositor.



- **Vena (Vena, vein, veinal).** Engrosamientos angostos, usualmente oscuros, de una vena que surge de la base alar y se ramifica hacia el ápice (véase también vena nebulosa, vena espectral, vena tubular y la sección de nombres de venas).
- **Vena adventicia (adventitious vein).** Vena que no se puede homologar con una vena estándar.
- **Vena espectral (spectral vein).** Una vena del ala visible sólo por una carena o surco sobre la superficie; sin trazas de pigmentos y sólo detectable con luz reflejada (véase venas tubular, vena nebulosa).
- **Vena nebulosa (nebulous vein).** Una vena alar uniformemente pigmentada (sin zonas oscuras en sus márgenes), sin estructura tubular; puede observarse con luz reflejada o transmitida (véase vena espectral, vena tubular).
- **Vena tubular (tubular vein).** Una vena pigmentada del ala hueca y por lo tanto de apariencia más oscura lateralmente y ligera medialmente; puede verse con luz reflejada y transmitida (véase venas espectral, vena nebulosa).
- **Vertex, vértice (vertex).** Parte superior de la cabeza entre los ojos, desde el margen anterior y los ocelos medios hasta el occipucio.



- **Volsele (volsele, volsellae).** Apéndice en par, medio, de la genitalia masculina.



Literatura citada

- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the world: a generic revision*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): a biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford, England.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Comstock, J. H. 1918. *The wings of insects*. Comstock, Ithaca, New York, USA.
- Comstock, J. H. y J. G. Needham. 1898-1899. The wings of insects. *The American Naturalist* 32:1-33 pp.
- Day, M. C. 1988. *Spider wasps: Hymenoptera: Pompilidae*. Handbooks for the identification of British insects, Vol. 6, Part 4. Royal Entomological Society of London, London, England.
- Eady, R. D. 1974. The present state of nomenclature of wing venation in the Braconidae (Hymenoptera): its origins and comparison with related groups. *Journal of Entomology B, Taxonomy* 43:63-72.
- Gauld, I. y B. Bolton (eds.). 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford, England.
- Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. Woolley. 1997. Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). NRC Research Press, Ottawa.
- Gordh, G. y D. H. Headrick. 2001. A dictionary of entomology. CAB International, New York.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141-179, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Vol. 1, 2nd Edition. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Mackerras, I. M. 1970. Skeletal anatomy, pp. 3-28, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Melbourne University Press., Carlton, Australia.
- Mason, W. R. M. 1986. Standard drawing conventions and definitions for venational and other features of wings of Hymenoptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88:1-7.
- Mason, W. R. M. 1990. Cubitus posterior in Hymenoptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:93-97.
- Michener, C. D. 2000. *Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Nichols, S. W. (comp.). 1989. *The Torre Bueno glossary of entomology*. The New York Entomological Society, New York, USA.
- Richards, O. W. 1977. *Hymenoptera: introduction and key to families*. Handbooks for the identification of British insects, Vol. 6, Part 1, 2nd Edition. Royal

- Entomological Society of London, London, England.
- Rohwer, S. A. y A. B. Gahan. 1916. Horismology of the hymenopterous wing. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 18:20-75, 19:89-98.
- Ronquist, F. y G. Nordlander. 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibalidae). *Entomologica Scandinavica* 33:1-60 pp.
- Ross, H. H. 1936. The ancestry and wing venation of the Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 29:99-111.
- Ross, H. H. 1937. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Illinois Biological Monographs* 15(2)1-173.
- Scholtz, C. H. y E. Holm. 1985. *Insects of Southern Africa*. Butterworths, Durban, South Africa.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of insect morphology*. McGraw Hill, New York, USA.
- Townes, H. K. 1969. The genera of Ichneumonidae, Part I. *Memoirs of the American Entomological Institute* 11:1-300.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-673.

Biología y diversidad de Hymenoptera

M. J. Sharkey y F. Fernández

Los himenópteros desde una perspectiva biológica

Los himenópteros pueden ser divididos informalmente en varios grupos para facilitar discusiones sobre aspectos de su biología y ecología. Tradicionalmente se han usado las divisiones «Symphyta» y Apocrita. Los «Symphyta» son himenópteros de aspecto más bien primitivo que no poseen la «cintura de avispa», y los Apocrita son las avispas típicas con constricción, formada por una unión firme entre el primer segmento abdominal y el tórax y una constricción marcada entre el primer y segundo segmentos abdominales.

Los «Symphyta» comprenden grupos como las avispas sierra, avispas de la madera y los Orussidae. Usualmente, las avispas sierra poseen, como lo sugiere su nombre, un ovipositor comprimido lateralmente con dientes en forma de sierra sobre la parte ventral, lo que les permite cortar dentro de la vegetación para colocar huevos. Las avispas de la madera (Siricoidea y Xyeloidea) poseen ovipositores cilíndricos que usan para penetrar la madera y depositar huevos y hongos. Sus larvas en forma de gusano se alimentan de la madera infectada con estos hongos. Los Orussidae son los únicos «Symphyta» con hábitos parasitoides (Smith 1993).

Los Apocrita son un grupo monofilético, comúnmente dividido entre los Aculeata y las avispas parasitoides (Figura 3.2, Capítulo 3). Estas últimas han sido conocidas como «Parasitica», Terebrantia o himenópteros parasitoides. Los grupos «Symphyta», Aculeata y «Parasitica» se reconocen desde hace largo tiempo como tres

subórdenes de Hymenoptera. Ahora sabemos que «Symphyta» y «Parasitica» son grupos parafiléticos, y que Aculeata aparece como un grupo diferenciado de los «Parasitica» (véase Capítulo 3). Mientras que Aculeata presenta cuatro divisiones informales: abejas, avispas depredadoras, hormigas y parasitoides aculeados (Cuadro 5.1); los Hymenoptera parasíticos no presentan subdivisiones menos inclusivas.

Las abejas han vuelto al estilo de vida fitófago y se alimentan primariamente de polen y néctar; se conocen principalmente como polinizadores, aunque muchas, como las abejas sin aguijón (*Meliponini*), son también importantes carroñeras en los trópicos. Las hormigas son básicamente carnívoras/omnívoras, con grupos especializados como las Attini que se alimentan de hongos o varios linajes que se nutren de ligamaza de cochinillas. Aunque abejas y hormigas representen poco en términos de diversidad cladística (las abejas hacen parte de una superfamilia y todas las hormigas son miembros de una sola familia, Formicidae), poseen un estatus importante debido a su riqueza en especies, biomasa e importancia ecológica. Las avispas depredadoras pertenecen a familias de Apoidea (Spheciformes, grupo parafilético) y Vespoidea. Muchas de estas se comportan como parasitoides y sus hábitos pueden derivarse de los de aquellos grupos. A diferencia de las avispas parasitoides, muchas de las depredadoras llevan su presa a sus nidos y pueden aprovisionar a su cría con más de una presa. El resto de Aculeata comprende varias familias con hábitos más bien parasitoides; aún así, estas se agrupan en Aculeata (y no con los otros grupos de parasitoides) con base en consideraciones filogenéticas. Estas avispas no poseen un nombre común más allá de «aculeados parasitoides», aunque puede haber

Cuadro 5.1 Clasificación pseudo-evolutiva/ecológica de los Hymenoptera.

«Symphyta»
Avispas sierra
Avispas de la madera
Orussidae
Apocrita
Aculeata (Hymenoptera con aguijón)
Aculeata parasitoides
Avispas depredadoras
Abejas
Hormigas
Avispas parasitoides «Parasítica»

nombres comunes para algunos grupos, como «avispas cuclillo» (Chrysidae) o avispas cazadoras de arañas (Pompilidae).

Los Aculeata también son conocidos como los Hymenoptera con aguijón debido a su ovipositor modificado como tal y cuya función ya no es poner huevos. En su lugar, los huevos se expulsan desde la base del ovipositor, y el ovipositor modificado o aguijón, como puede denominarse, se usa exclusivamente para inyectar veneno a las presas o depredadores potenciales. Esta modificación ha ocurrido convergentemente en al menos una especie de avispa parasitoide de la familia Ichneumonidae (Eberhard 2000).

Diversidad de los himenópteros

Números

Actualmente han sido descritas de 115.000 (Triplehorn y Johnson 2005) a 199.000 (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999) especies de Hymenoptera. Esto acerca a este clado al orden más rico conocido (Coleoptera), aunque muchos himenopterólogos piensan que este taxón puede ser el más rico si se incluyen las muchas especies no descritas. Grimaldi y Engel (2005) estiman entre 600.000 y 1.200.000 el número de especies, ante lo cual nosotros, siendo estimadores moderados, estamos de acuerdo.

Hay pocas áreas en el mundo con fuertes evidencias para comparar números de especies entre los órdenes. Dos estudios, uno para el área templada (Gaston 1991) y el otro para un área tropical (Stork 1991), sugieren que Hymenoptera es el más rico de todos los órdenes. Los lectores sabrán que los coleopterólogos siempre han considerado a los escarabajos como el grupo más diverso sobre el planeta,

por lo que este asunto de quien es más especioso, aún está por resolverse. Como sea que se extrapolen los números, los Hymenoptera probablemente constituyen cerca del 10 por ciento de las especies del planeta. Esto es, una de cada 10 de todas las especies existentes es un himenóptero. Se considera que se han descrito unos 2.500 géneros y unas 24.000 especies para la Región Neotropical.

Dentro de Hymenoptera, los Apocrita son mucho más diversos que los «Symphyta». Sin embargo, contrario a los registros más publicados, los sínfitos son probablemente mucho más ricos en especies en el Neotrópico que en el Neártico. Estos números provienen de David Smith (comunicación personal). Hay unas 1.000 especies de «Symphyta» descritas de Estados Unidos y Canadá, y 748 descritas al sur de los Estados Unidos. Hay más especies de sínfitos sin describir en el Neotrópico que en el Neártico; por ejemplo, Blennocampinae y Selandriinae (Tenthredinoidea) comprenden un estimado de 300 especies. La conclusión de David Smith es que «Symphyta» es «mucho más» rico en especies en la Región Neotropical que en la Región Neártica. Es interesante que el número de sínfitos en las regiones templadas del sur es muy bajo, con sólo 38 especies listadas para Chile (Smith 1995).

En términos de especies descritas, los Hymenoptera Aculeata y las avispas parasitoides tienen números aproximadamente iguales. Dentro de las avispas parasitoides, Ichneumonoidea y Chalcidoidea son especialmente ricas en especies, aunque en las regiones tropicales Platygastroidea y Proctotrupoidea (principalmente debido a la diversidad dentro de Diapriidae) pueden alcanzar números en el mismo orden de magnitud. Gaston *et al.* (1996) estiman la riqueza de especies en Costa Rica para cada familia de Hymenoptera (Cuadro 5.2) y estas estimaciones se pueden extrapolar para muchas de las áreas tropicales de Sudamérica con elevaciones montañosas.

En el caso de Colombia, para poner un ejemplo, si el número de especies de Apidae *s. str.* se estima en 500, la proporción entre los ápidos (en sentido estricto) de Colombia y Costa Rica podría calcularse dividiendo entre sí las cantidades estimadas para los dos países, es decir $500/400 = 1.25$. Al multiplicar este valor por 2.000, que es el número de especies estimadas de Braconidae para Costa Rica, obtenemos, por extrapolación, un estimado de 2.500 especies de braconidos para Colombia. Si tenemos en cuenta el cálculo de unas 17.000 especies de himenópteros para Costa Rica (Gaston *et al.* 1996), mediante el anterior razonamiento tendríamos, con el factor 1.25, un estimado de 22.000 especies de Hymenoptera para Colombia. Sin embargo, esta cifra puede aumentar significativamente si el cálculo es realizado a partir de un factor basado en un grupo mejor conocido, como las hormigas (Longino y Colwell 1997); así, para Colombia, donde se estiman alrededor de 2.500 especies de hormigas, más o menos el doble frente a Costa Rica (proporción = 2.0), y

Cuadro 5.2 Familias de Hymenoptera registradas para Costa Rica, y estimado del número de especies para cada una, según Gaston *et al.* (1996:107).

Tenthredinoidea	140	Tanaostigmatidae	25*
Argidae	50*	Tetracampidae	1*
Pergidae	40*	Torymidae	100**
Tenthredinidae	50*	Trichogrammatidae	70**
Siricoidea	1	Proctotrupeoidea	3674
Xiphydriidae	1*	Diapriidae	1000****
Orussoidea	5	Heloridae	2*
Orussidae	5*	Monomachidae	1*
Stephanoidea	6	Peleciniidae	1*
Stephanidae	6*	Platygastridae	650***
Trigonalioidea	10	Proctotrupidae	20*
Trigonalidae	10*	Scelionidae	2000****
Evanioidea	38	Ichneumonoidea	5000
Aulacidae	2*	Braconidae	2000****
Evaniidae	30*	Ichneumonidae	3000****
Gasteruptiidae	6*	Chrysidoidea	328
Ceraphronoidea	45	Bethylidae	150**
Ceraphronidae	25**	Chrysididae	80**
Megaspilidae	20**	Dryinidae	90**
Cynipoidea	603	Embolemidae	4*
Cynipidae	100**	Sclerogibbidae	2*
Figitidae	500***	Scolebythidae	2*
Ibaliidae	3*	Vespoidea	1410
Chalcidoidea	4705	Bradynobaenidae	3*
Agaonidae	100*	Formicidae	620***
Aphelinidae	100***	Mutillidae	300***
Chalcididae	450**	Pompilidae	250***
Elasmidae	20*	Rhopalosomatidae	8*
Encyrtidae	1000****	Sapygidae	2*
Eucharitidae	22*	Scoliidae	15*
Eulophidae	1000****	Sierolomorphidae	2*
Eupelmidae	100**	Tiphiidae	30*
Eurytomidae	150**	Vespidae	180*
Leucospidae	10*	Apoidea	1100
Mymaridae	500***	Apidae	700**
Ormyridae	2*	Sphecidae <i>s.l.</i>	400**
Perilampidae	25*		
Pteromalidae	1000****		
Signiphoridae	30*		

Nivel de confianza en las estimaciones se indica usando un sistema de intervalos * \pm 1-10 especies, ** \pm 10-50 especies, *** \pm 50-100 especies, **** \pm 100-500 especies. «Sphecidae» *s.l.* es parafilético.

siguiendo la extrapolación propuesta arriba, tendríamos un cálculo de $17.000 \times 2.0 = 35.000$ especies de Hymenoptera.

Diversidad ecológica

Los himenópteros son únicos dentro de Insecta debido a su gran diversidad ecológica. Por ejemplo, las hormigas (y termitas, que son isópteros) llegan a formar un tercio de la biomasa de artrópodos de la selva tropical y forman mosaicos de dominancia en las copas de árboles (e incluso en agro-sistemas) donde influyen la estructura y dinámica de otros artrópodos y de plantas (Majer 1993). Se han realizado innumerables estudios sobre el enorme impacto ecológico (y económico) de las hormigas cultivadoras de hongos, que en algunos lugares pueden sobrepasar el impacto de los herbívoros tradicionales. Desde hace mucho se sabe de la importancia de las abejas como polinizadores; este papel en las selvas tropicales apenas se está vislumbrando. Menos estudiado (pero quizá no menos importante) es el impacto de las avispas con aguijón (Chrysidoidea, Apoidea: Spheciformes y Vespoidea excepto hormigas), con familias especializadas como las escólidias, que atacan larvas de escarabajos lamelicornios (algunos de estos plagas en la agricultura), o las cazadoras de arañas. Las avispas vespidas (que incluyen importantes grupos sociales) son depredadores locales importantes.

Los himenópteros parasitoides pueden ser uno de los mejores bioindicadores debido a que éstos «representan» la biodiversidad de sus hospederos, a los cuales atacan, y los cuales a su vez constituyen una gran parte de la diversidad de todos los artrópodos. Así, cuando se hacen inventarios de Hymenoptera parasitoides se está haciendo, realmente, un muestreo de la gran diversidad de los Arthropoda. Actualmente, gracias al estado de conocimiento de los parasitoides, podemos identificar, por lo general, la familia hospedera; cuando lleguemos al punto de identificar el género hospedero tendremos una herramienta fina para hacer mediciones de biodiversidad. Se ha demostrado en numerosos estudios que los himenópteros parasitoides son sensibles a perturbaciones ecológicas, especialmente pesticidas, de tal forma que los investigadores pueden ver fluctuaciones en poblaciones de parasitoides antes de que éstas ocurran en las poblaciones de sus víctimas. Esta sensibilidad hace de estos himenópteros candidatos ideales para estudios en biodiversidad.

Los parasitoides han sido usados frecuentemente en control biológico, usos que han demostrado el gran impacto sobre las poblaciones hospederas. Una especie de parasitoide que se encuentre en pequeños números en su hábitat nativo puede ser la fuerza clave en el mantenimiento de bajos niveles de las poblaciones hospederas. Probablemente los lectores están familiarizados con exitosas aplicaciones de control

biológico contra especies introducidas accidentalmente en un área nueva, la cual es carente de parasitoides. Estas condiciones pueden aumentar considerablemente la densidad de población de las especies foráneas, lo que generalmente causa daños económicos serios a cultivos y otros productos forestales y del agro. Cuando uno o más parasitoides son introducidos, la población hospedera generalmente declina. Estos estudios no solamente demuestran la efectividad del biocontrol, sino también qué tan importantes son los parasitoides en su hábitat nativo.

Como lo muestra Hawkins (1993), el típico insecto fitófago «aloja» cerca de cinco especies de himenópteros parasitoides, y el espectro de hospederos de muchos parasitoides puede ser similar. Por tanto, destruir una especie de parasitoide puede tener efectos impredecibles e inconmensurables sobre la abundancia y número de los fitófagos, con posibles efectos de cascada sobre todo el ecosistema (LaSalle 1993).

Biología

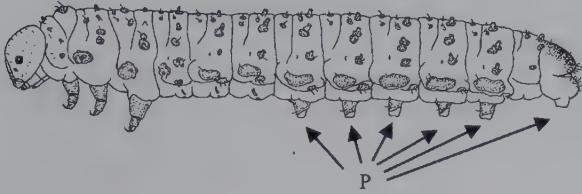
Los himenópteros son un grupo muy rico en aspectos biológicos, comportamentales (solitarios a sociales), de nidificación, de interacción (entre sí y con otros organismos), genéticos y así sucesivamente (Tabla 5.1). Gauld y Bolton (1988) y Hanson y Gauld (1995) presentan buenas revisiones generales de la biología de los himenópteros. Godfray (1994), Quicke (1997) y Pennachio y Strand (2006) tratan revisiones y aspectos particulares en la biología de los parasitoides; O'Neill (2001) revisa la biología de las avispas con aguijón, como lo hace Michener (1974) para abejas y Hölldobler y Wilson (1990) para las hormigas.

Determinación del sexo

Una de las interesantes autoapomorfias de Hymenoptera es la determinación haplodiploide del sexo, en la que las hembras (diploides) poseen el complemento completo de cromosomas (2N), y los machos (haploides) poseen solo la mitad (N). Después del apareamiento, el esperma se almacena en la espermateca de la hembra; con el paso de los huevos al oviducto, esta puede liberar esperma para fertilizar el huevo. De este huevo fertilizado nacerá una hembra, si no se fertiliza, nacerá un macho. Una ventaja obvia es que esto permite a la hembra controlar el sexo de su progenie, control que se usa efectivamente en los himenópteros sociales, donde la proporción de sexos presenta un sesgo hacia las hembras.

Otro efecto de la determinación de sexo por haplodiploidía es que los machos, debido a que son haploides y expresan directamente todos sus genes, no pueden «cargar»

Figura 5.1 Aspecto lateral de larva de *Atomacera debilis* (Argidae). La letra P señala las propatas (Modificado de Evans 1987).



genes deletéreos. Una baja carga de estos genes deletéreos parece ser una mejor estrategia. Uno de los resultados positivos es que permite la endogamia. Tener la capacidad de cruzarse con individuos muy cercanos puede ser una de las razones por las cuales los himenópteros son un grupo tan rico en especies. Por ejemplo, la progenie de hembras fundadoras de nuevas poblaciones puede entrecruzarse llevando a poblaciones homogéneas que pueden estar más propensas a derivas genéticas. Mutaciones no deletéreas pueden asimilarse más fácilmente en estas pequeñas poblaciones y facilitar procesos de especiación.

Varias especies de himenópteros son partenogénicas, con poblaciones que exclusiva o casi exclusivamente están compuestas de sólo hembras. Muchos casos de partenogénesis en Hymenoptera son del tipo telítoca, lo que significa que las hembras producen huevos diploides de los cuales surgen hembras. Deuterotoquia es cuando se producen machos o hembras de huevos no fertilizados, aunque esta opción es rara en Hymenoptera. Bacterias simbióticas del género *Wolbachia* parecen ser responsables de partenogénesis en muchos Hymenoptera (Quicke 1997).

Biología de larvas: un vistazo

Las llamadas avispas sierra poseen el plan básico de las larvas de Hymenoptera. Estas son eruciformes, con patas torácicas bien desarrolladas, así como patas abdominales llamadas propatas (Figura 5.1). El plan básico de alimentación es forrajeo externo sobre vegetación expuesta. Super-

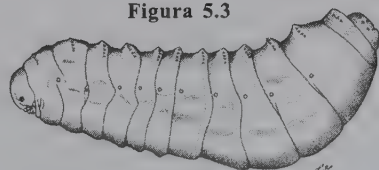
ficialmente, estas larvas se parecen a las de Lepidoptera, pero, a diferencia de estas, las propatas de los Hymenoptera basales no poseen *crochets*, ganchos especializados para agarrar el sustrato, y usualmente se presentan en un número mayor a 5 pares (las larvas de lepidópteros casi nunca tienen más de cinco). Las larvas de Mecoptera también son eruciformes y pueden confundirse con las de himenópteros basales. A diferencia de las larvas de sínfitos (Figura 5.1), las de mecópteros y lepidópteros poseen más de un par de estematas (ojos u omatidios simples); en sínfitos es un solo par. Todos los clados básicos de sínfitos poseen miembros con larvas que se alimentan internamente de tejidos de plantas como minadores de hojas o cavadores de tallos. En estos casos los apéndices y estructuras sensoriales están frecuentemente reducidos o perdidos. Es improbable que esto represente el plan básico en estos grupos, puesto que esto sugeriría el origen independiente múltiple de propatas totalmente desarrolladas. Uno de los linajes más derivados de avispas sierra es Cephidae; los miembros de este grupo son exclusivamente excavadores en madera o tallos de plantas herbáceas, y todos poseen propatas. El siguiente estadio en la evolución hacia los himenópteros apócritos está representado por Siricoidea y Xiphydrioidea. Las larvas de estos grupos (Figura 5.2) son micófagas y se alimentan de tejidos leñosos infectados con hongos inoculados por la hembra durante el proceso de oviposición (Vilhelmsen 2003). Estos taxones y aquellos de los Hymenoptera superiores heredaron la pérdida de las propatas abdominales de un común ancestro compartido con los miembros de Cephioidea.

El hábito parasitoide es quizás el rasgo más importante en la evolución de Hymenoptera. Un ancestro semejante a los xifridridos originó a los Orussidae (larva en Figura 5.3), el primer himenóptero parasitoide, o al menos, el primer parasitoide con representantes vivos. Los miembros de Orussidae son parasitoides externos, idiobiontes, de larvas de *Sirix* (Hymenoptera: Siricidae) y Buprestidae (Coleoptera) (Rawlings 1957; Powell y Turner 1975; Nuttall 1980). Aquí las larvas son aún menos móviles que las de sus ancestros taladradores de madera. Debido al ambiente sedentario y protegido en el cual viven, las larvas de apócritos han retenido y exagerado esta carencia de diversidad morfológica

Figura 5.2

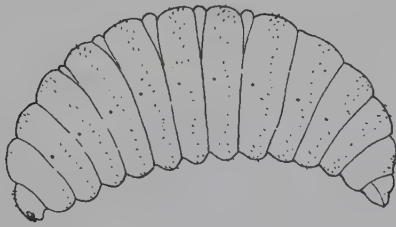


Figura 5.3



Figuras 5.2 y 5.3: 5.2 Aspecto lateral de larva de *Syntexis libocedrii* (Anaxyelidae, modificado de Evans 1987); 5.3 Aspecto lateral de larva de *Orussus occidentalis* (Orussidae, modificado de Evans 1987).

Figura 5.4 Aspecto lateral de larva de *Torymus druparum* (Torymidae, modificado de Peterson 1948).



externa (Figuras 5.4 y 5.6). Idiobiosis (Askew y Shaw 1986) es un tipo de parasitismo en el cual el parasitoide comienza a consumir su hospedero inmediatamente después de encontrarlo. Esto contrasta con la cenobiosis (Askew y Shaw 1986) en la que el parasitoide vive usualmente como larva en su primer estadio (*instar*), por un período prolongado de tiempo, antes de comenzar a consumir a su hospedero.

Este tipo de biología, ectoparasitoides idiobiontes de coleópteros y/o himenópteros xilófagos, parece ser el plan básico de muchos de los linajes de himenópteros apócritos. Igualmente, este tipo de biología fue el «molde» para muchas otras modificaciones del hábito parasitoide. Este es, probablemente el plan básico de Aculeata y de seis de las 10 superfamilias de apócritos: Chalcidoidea, Cynipoidea, Stephanoidea, Ichneumonoidea, Evanioidea y Megalyroidea. Incluso, si este plan básico es contrastado con cualquier hipótesis filogenética de Apocrita, la conclusión es que todas las superfamilias pueden haber tenido esta misma biología original.

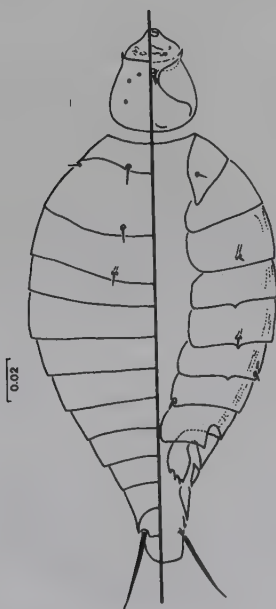


Figura 5.5 Vista dorsal (izquierda) y ventral (derecha) de larva planidia de *Eucharitidae*.

La siguiente gran adaptación apareció en el ancestro común de Apocrita. Todas las larvas de apócritos poseen sistemas digestivos ciegos, por lo que éstas no defecan hasta el final de su último estadio larval. En este momento se expulsa todo el intestino medio y posterior y todos los desechos. A esta masa expulsada se le llama meconio y los miembros de Apocrita han retenido este carácter como una adaptación práctica de un organismo que debe vivir sobre o dentro de su comida. Todos los miembros conocidos de Apocrita han retenido este carácter, aún todos los Hymenoptera Aculeata que han perdido el hábito parasitoide. En el caso de los himenópteros sociales, el hecho de que la larva no esté defecando continuamente hace de la limpieza del nido una tarea más fácil y esto puede haber facilitado la evolución del hábito social en Hymenoptera. En Orussidae esta estrategia se desconocía hasta hace muy poco: las investigaciones de Lars Vilhelmsen (2003) demuestran que el intestino medio y posterior aparentemente permanecen en la larva y que no hay producción de meconio, inmediatamente antes de pupar. De acuerdo con Vilhelmsen (2003), hay series de pliegues transversos cuticulares en el intestino posterior, pliegues que pueden servir como topes cuando la musculatura del intestino posterior se contrae.

La condición primitiva en Hymenoptera (y Mecopterida) es que el último estadio larval teja un capullo, usando seda de los espineretes labiales. Este hábito se halla en Xyeloidea, Tenthredinoidea (excepto quizás Blasticotomidae) y Cephidae. Aparentemente no hay capullo en miembros de Pamphilioidea aunque éstos usan seda producida por las glándulas labiales para enrollar hojas y formar tramas en las cuales se alimentan. Las familias «siricoides», así como Xiphydriidae, y Orussidae no producen seda labial. Es interesante que la producción larval de seda sea parte del plan básico de Ichneumonoidea, Aculeata, Trigonalidae, Gasteruptionidae y Aulacidae, y puede ser una reaparición de un rasgo primitivo en estos grupos. También se encuentran capullos en algunos Chalcidoidea y en Platygastroidea, aunque estos no se elaboran a partir de seda labial: las secreciones se producen en los túbulos de Malpighi y se excretan a través del ano y/o boca durante el último estadio larval, para endurecerse en una estructura parecida a un capullo.

El origen de la seda de los trigonálidos es controvertido, pudiendo ser labial o de los túbulos de Malpighi. David Carmean (comunicación personal) ha establecido que en la celda prepupal de *Bareogonales canadensis* (Trigonalidae) el único lugar donde se encuentra seda es en lo alto de la celda justo bajo la tenue cabeza de la avispa hospedera (Vespidae: *Vespa*). Esto corresponde al extremo oral de la larva y la celda parece ser muy estrecha para que la larva del trigonálido se sacuda de extremo a extremo. Ello sugiere que la seda se excreta desde el extremo anterior de la larva y entonces es casi cierto que la producción es por parte de las glándulas labiales.

Figura 5.6 Aspecto lateral de larva de *Vespa* sp. (Vespidae, modificado de Peterson 1948).



Muchos de los rasgos discutidos arriba son relativamente conservadores desde una perspectiva evolutiva. Esto es, han evolucionado, o se han perdido, una o pocas veces en Hymenoptera. Sin embargo, estos caracteres son contrarios a la norma en los Hymenoptera parasitoides. Por ejemplo, más del 50% de «Parasítica» son endoparasitoides con la frecuente asociación de biología de cenobiosis. Este tipo de biología ha surgido independientemente en nueve superfamilias distintas, y muchas veces dentro de algunas familias como en Ichneumonidae y Braconidae (Whitfield 1998; Quicke 1997).

Alimento Larval

Fitofagia

Como se ha mostrado en la sección anterior, los Hymenoptera comenzaron con larvas que se alimentaban externamente de hojas. De este hábito surgió la alimentación en madera infectada por hongos, del cual a su vez pudo surgir la estrategia de ectoparasitoidismo sobre Hymenoptera y Coleoptera xilófagos. Esta es la condición básica de Apocrita, aunque dentro de este taxón ha habido muchas convergencias y reversiones hacia la condición fitófaga. Los ejemplos más obvios están en los himenópteros con aguijón.

Dentro de Aculeata se ha establecido que Chrysidoidea es el grupo más basal, con avispas solitarias que atacan presas como coleópteros de la madera (Bethyidae) o membrácidos (Dryinidae) para utilizarlas como alimento de sus larvas. Sin embargo, en el clado Apoidea + Vespoidea hay importantes cambios. Aunque en la mayoría de los grupos basales se continúa este tipo de comportamiento (Tiphidae, Mutillidae, Rhopalosomatidae, Scoliidae), hay nuevos hábitos de alimentación y comportamiento. En Apoidea, Ampulicidae y Sphecidae s. str. cazan cucarachas y ortópteros para aprovisionar sus nidos; en algunos grupos derivados de Crabronidae (Philanthinae) hay incluso consumo de polen. Entre los crabronidos avanzados y ápidos basales no hay muchas diferencias morfológicas; las abejas basales sin embargo, han «renunciado» a fuentes de alimento de origen animal para sus crías, usando exclusivamente polen

y néctar. En algunos grupos derivados de abejas hay uso secundario de fuentes proteínicas, como algunas *Trigona* carroñeras, o algunas Euglossini que pueden usar excremento para sus nidos. En algunos de estos grupos, como en otros aculeados, existe también el cleptoparasitismo. En Vespidae, subfamilia Masarinae, también se encuentran hábitos asociados al uso de polen.

Los «Parasítica» también poseen miembros fitófagos. Un grupo sorprendente es el de los agaónidos, o avispas de los higos (Chalcidoidea), que se alimentan exclusivamente dentro de los frutos de *Ficus* (Moraceae). Hembras y machos viven dentro del fruto y son casi los únicos responsables de la polinización de este importante grupo de plantas. Su asociación con higos es del tipo mutualista; a cambio de alimento (fruta) la avispa actúa como polinizador.

Otra familia de calcidóideos con numerosos miembros fitófagos es Eurytomidae, a los cuales se les conoce como los calcidóideos de las semillas. Aunque la mayoría de euritómidos utilizan otros insectos como hospederos, muchos usan semillas o son formadores de agallas. Estas dos estrategias (semillas o agallas) son dos formas comunes de fitofagia dentro de «Parasítica». Otras familias que incluyen semillívoros son Torymidae, Pteromalidae y Tanaostigmatidae (Chalcidoidea) y Braconidae (Ichneumonoidea). Familias que incluyen formadores de agallas son Eulophidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae, Torymidae (todos Chalcidoidea), Cynipidae (Cynipoidea) y Braconidae (Ichneumonoidea). La alimentación con semillas en los «Parasítica» podría denominarse como parasitoidismo debido a que cumple con el criterio de ese término: solo un hospedero, que es de un tamaño aproximado al del parasitoides, es objeto de ataque y termina muriendo. A fin de cuentas los «Parasítica» que atacan semillas no son diferentes de los «Parasítica» que atacan huevos de insectos, excepto que las víctimas son miembros de diferentes reinos: Metazoa y Plantae.

Cleptoparasitismo fitófago

Este es el caso de organismos que usurpan el alimento vegetal almacenado por otras especies, lo cual usualmente conduce a la muerte del hospedero. Este es un fenómeno común en Aculeata. En algunos grupos de abejas cleptoparásitas, la hembra coloca un huevo en o cerca del nido abastecido con una masa de néctar y polen, después la larva usurpadora elimina a la original y hace uso del alimento. Se cuentan varios grupos en las familias Colletidae, Halictidae, Megachilidae y sobre todo en Apidae (incluyendo Anthophoridae). Algunos «Parasítica» también son cleptoparásitos fitófagos en nidos de Aculeata donde primero se alimentan de la larva hospedera y después de las reservas de polen o néctar, como algunos Gasteruptionidae (Evanoidea)

e Ichneumonidae (Ichneumonoidea) del género *Grotea* (Slobodchikoff 1967). Inquilinos fitófagos se asemejan a los cleptoparásitos aunque no necesariamente matan al hospedero. Muchas familias de himenópteros parasitoides que forman agallas también tienen miembros que son inquilinos en agallas. Los inquilinos son comunes especialmente en Cynipidae (Cynipoidea).

Carnivoría

La hábitos carnívoros en los Hymenoptera se dividen en dos categorías principales: depredación y parasitoidismo. Como se mencionó antes, los parasitoides se alimentan de un hospedero que termina muriendo, y que es, excepto en parasitoides gregarios, aproximadamente del mismo tamaño del parasitoide. Los parásitos, por el contrario, mantienen a su hospedero vivo, lo cual permite distinguirlos de los parasitoides. En contraste, los depredadores consumen más de un individuo del reino animal.

Parasitoidismo

Rango de hospederos

El rango de hospederos de los Hymenoptera parasitoides es amplio. Estos parasitoides atacan casi todos los órdenes de insectos así como otros artrópodos no insectos especialmente las arañas (Araneae), pero también ácaros (Acarina) y pseudoscorpiones (Pseudoscorpionida). Algunos miembros de la subfamilia Tetrastichinae (Chalcidoidea: Eulophidae) también atacan nemátodos.

Los Hymenoptera parasitoides muestran gran flexibilidad en la selección de hospederos. Algunas superfamilias pequeñas están restringidas a hospederos de un solo orden, por ejemplo, todos los estefánidos conocidos son parasitoides de Coleoptera. En contraste, todas las superfamilias grandes de Hymenoptera y ricas en especies presentan un rango de hospederos amplio, atacando múltiples órdenes de artrópodos. A pesar del hecho de que todos o la mayoría de estas superfamilias tienen el mismo plan de desarrollo, la biología de la mayoría de sus miembros se ha diversificado independientemente hacia la alimentación sobre Lepidoptera, Diptera, arañas, y muchos otros órdenes.

Los himenópteros parasitoides son usualmente polípagos de especies hospederas. Dentro de la mayoría de las especies que han sido cuidadosamente investigadas se ha encontrado que poseen más de una especie hospedera y que algunos atacan hospederos en múltiples órdenes. Típicamente una especie de parasitoide puede tener presiones de

ataque solamente a hospederos vecinos, por ejemplo miembros de un mismo género; sin embargo es común también que los rangos de hospederos se limiten por las preferencias de nicho. Por ejemplo, *Bassus brooksi* (Braconidae) ataca a un conjunto de al menos 24 especies no relacionadas de Pyrginae en la familia Hesperidae (Lepidoptera) en los bosques secos del noroeste de Costa Rica. Todas las orugas hospederas de este grupo se alimentan sobre una variedad de hierbas, arbustos, y plantas con madera y de baja altura. El punto interesante es que ninguno de los muchos Pyrginae, que se alimentan sobre pastos en el mismo hábitat, son atacados.

Eric Grissell (1999) tabula el número de géneros de cada orden de Arthropoda que son atacados por Hymenoptera parasitoides en los Estados Unidos y Canadá. Sin sorpresa se aprecia también que los órdenes más grandes de insectos son también los mismos que reciben más comúnmente ataques de parasitoides. El orden Lepidoptera presenta el número más grande de géneros atacados, con cerca de 600 géneros que sirven como hospederos. Sorpresivamente, el segundo grupo que figura como recurso más rico en hospederos es el mismo orden Hymenoptera. Siguen los órdenes Coleoptera, Diptera, y Hemiptera (Auchenorrhyncha). Las preferencias de hospedero son indudablemente similares en la Región Neotropical. Los resultados de la tabulación muestran que los Hymenoptera son exitosos debido a su capacidad para explotar los recursos más ricos, recursos que han sido descubiertos repetidas veces por muchos linajes de «Parasitica».

El porqué los Lepidoptera son preferidos como hospederos por los parasitoides himenópteros merece explicación. Dan Janzen (comunicación personal) ofrece algunas ideas. «A diferencia de la mayoría de los insectos, las orugas de lepidópteros se colocan sobre la mesa listas para ser comidas con muy poca protección, aun las que están enrolladas en hojas (tortillas)». «Lepidoptera también tiene una tasa alta de productividad en comparación con las de otros órdenes, por ejemplo, larvas grandes de escarabajo (Coleoptera) de aproximadamente dos años de edad. Muchos de los Coleoptera y otros insectos que tienen ciclos de vida más rápidos, son pequeños, inquietos, ocultos, y en general totalmente móviles». «Los Lepidoptera son el recurso más abundante de insectos en la mayoría de sistemas naturales, en términos de biomasa. Los parasitoides que colonizan lepidópteros como hospederos pueden estar siendo guiados hacia un mayor éxito evolutivo, dada la gran masa de este recurso alimenticio».

En comparación con los parasitoides que atacan Coleoptera, muchos de los que atacan Lepidoptera son endoparásitos cenobiontes. Es más común en un cenobionte endoparasitoide atacar en un estadio (*instar*) temprano y emerger del estadio final. En el caso de Lepidoptera, el estadio final con frecuencia migra a un lugar protegido y teje un capullo. Es en esta fase en la que usualmente muere el hospe-

dero y así el parasitoide disfruta, durante el resto de su vida preadulto, la protección brindada por el primero. Similarmente, los Díptera del género *Cyclorhaphus* son atacados preferencialmente por cenobiontes como los Braconidae alisinos y opinos (Ichneumonoidea) y los Figitidae figitinos, eucoilinos, y aspicerinos (Cynipoidea) (Ronquist 1999). En estos casos, los estadios finales de los parasitoides se protegen dentro del pupario del hospedero; sin embargo, tal como sucede con los hospederos lepidópteros, los hospederos dípteros no pasan al estadio pupal (Marcia Trostle y Bob Wharton, comunicación personal). Quizás el hecho de que estos taxones hospederos construyan barreras protectoras antes de la pupa les hace ideales para los cenobiontes endoparasitoides.

En la Región Neártica, el orden Hymenoptera ocupa el segundo lugar, después de los lepidópteros, en términos del número de géneros hospederos atacados por himenópteros parasitoides. Esto se debe, en parte, a que los «Symphyta» son elegidos como hospederos, aunque Aculeata también es objeto de ataque en cierta medida. Los parasitoides que atacan estos taxones son primarios, es decir, sus hospederos no son parasitoides, lo cual contrasta con los hiperparasitoides, que atacan a otros parasitoides.

Existen varios niveles de hiperparasitoides. Un parasitoide secundario ataca uno primario, un parasitoide terciario ataca uno secundario, y así sucesivamente todos pueden ser denominados hiperparasitoides. Dado que los parasitoides dentro de Hymenoptera y Díptera son tan ricos en especies, constituyen a su vez un importante recurso para otros parasitoides. Este recurso ha sido explotado convergentemente en seis superfamilias dentro de los Hymenoptera, rasgo que ha aparecido múltiples veces en algunas superfamilias como Ichneumonoidea y Chalcidoidea.

La condición primitiva en los «Parasitica» parece ser el ataque a un hospedero de talla cercana a la talla del parasitoide; este es el estado encontrado en la mayoría de los idiobiontes. Naturalmente, si esta condición no ha sido superada, el parasitoide podría enfrentarse a una gran restricción de hospederos. Muchos linajes independientes de cenobiontes endoparasitoides han superado esta limitación volviéndose gregarios. Es decir, muchos individuos de la misma especie alimentándose sobre un hospedero individual. El método más común derivado de esta situación es la colocación por parte de la hembra de múltiples huevos sobre el hospedero, lo cual se realiza frecuentemente con una inserción del ovipositor. Otra ruta hacia el hábito gregario es la poliembriónia. En este fenómeno, el huevo colocado se divide repetidamente hasta dar lugar a una camada de un solo sexo. La poliembriónia se conoce en algunos Macrocentrinae (Ichneumonoidea), Encyrtidae (Chalcidoidea), Platygastriidae (Platygastroidea) y Dryinidae (Chrysidoidea).

El multiparasitismo es un término usado para describir el fenómeno en el que un hospedero es atacado por más de una

especie de parasitoide. Es un suceso bastante raro para múltiples especies emerger de un solo hospedero, pues en casos de parasitismo múltiple se da usualmente una batalla entre los parasitoides por el control de este. Es interesante anotar que es el primer estadio larval el que está dotado, usualmente, con mandíbulas agrandadas, útiles para el combate con otros parasitoides. La mayoría de los casos de multiparasitismo son facultativos o aún accidentales, aunque hay algunos multiparasitoides obligados. Por ejemplo, especies de *Pseudorhyssa* (Ichneumonoidea) parasitan larvas sirícidas (Siricoidea), pero su ovipositor no es apto para perforar a través de la madera; para acceder a los hospederos, ellos deben usar los orificios taladrados por un parasitoide primario de la subfamilia Rhyssinae (Ichneumonidae). En casos de multiparasitismo, a diferencia del hiperparasitismo, el parasitoide primario no es el mayor recurso alimenticio. El multiparasitismo obligado, realmente es una forma de cleptoparasitismo en el que los recursos alimenticios de una especie, en este caso un Rhyssinae, son robados por otro, *Pseudorhyssa* (Gauld y Bolton 1988).

El superparasitismo es el fenómeno en el cual más de un individuo de la misma especie oviposita en un mismo hospedero, a tal punto que no todos los huevos de parasitoides pueden sobrevivir o al menos desarrollarse hasta una talla óptima. Se conoce que muchas especies de parasitoides marcan a sus hospederos después de la oviposición, para prevenir el superparasitismo.

Etapa de ataque

El Hymenoptera parasitoide ataca virtualmente todos los estadios de sus hospederos. Hay especies que se especializan en parasitoidismo de huevos, larvas, ninfas, pupas y adultos. Quizás el estadio hospedero más común es el larval, pero el parasitismo de huevos está también ampliamente distribuido. Muchos parasitoides cenobiontes atacan un estadio temprano de hospedero pero emergen de uno de los estadios posteriores. Por ejemplo hay parasitoides huevo-larvales que atacan el estadio de huevo y emergen del estadio larval; el parasitismo larval-pupal también es bastante común: todos los Anomalinae y muchos Ichneumoninae (Ichneumonidae) son parasitoides larvales-pupales de Lepidoptera y Coleoptera.

Los estilos de vida cenobiontes e idiobiontes

Podemos clasificar los parasitoides en dos grupos básicos: idiobiontes y cenobiontes. Los idiobiontes eclosionan y comienzan a alimentarse sobre su hospedero inmedia-

tamente después que el huevo se coloca y el hospedero presenta poco o ningún desarrollo posterior a la oviposición del parasitoide. En contraste, los cenobiontes retardan su propio desarrollo permitiendo al hospedero alimentarse, y se desarrollan durante un tiempo posterior al ataque. Típicamente, el huevo del cenobionte eclosiona y el primer *instar* larval migra hasta un lugar protegido, dentro del hospedero, donde espera a que éste alcance un estadio más avanzado de crecimiento y desarrollo. Estos dos estilos de historia de vida están ampliamente distribuidos y son comunes dentro de los Hymenoptera parasitoides y varias generalizaciones se pueden hacer alrededor de las biología asociadas.

Los idiobiontes pueden ser ectoparasitoides o endoparasitoides, y los cenobiontes son casi siempre endoparasitoides. Usualmente los idiobiontes ectoparásitos inyectan veneno para paralizar permanentemente y algunas veces matan a sus hospederos. Ya que los hospederos pueden ser fácilmente presa para los depredadores en esta condición, es usual en los idiobiontes ectoparásitos la selección de presas encubiertas. Por ejemplo, los hospederos que se alimentan en tejido vegetal son frecuentemente atacados por idiobiontes. Los venenos del idiobionte pueden tener también otros efectos. Cuando los idiobiontes son ectoparásitos, un evento de muda del hospedero puede ser desastroso, y para prevenirlo, el veneno del parasitoide contiene algunas veces sustancias que inhiben la ecdisis (Uematsu y Sakanoshita 1987). Algunos parasitoides inyectan hormona juvenil y el veneno de otros puede contener químicos que inhiben la acción de la enzima hormona juvenil esterasa, con lo cual mantienen indirectamente altos niveles de esta hormona en el hospedero y previenen la muda (Quicke 1997). Los venenos de los cenobiontes endoparasitoides también pueden tener este efecto. Los idiobiontes endoparásitos, por ejemplo Scelionidae, son los parasitoides más comunes de huevos de artrópodos, especialmente insectos y arañas. Los huevos hospederos están usualmente bien escondidos y, por supuesto, no requieren ser paralizados. Los idiobiontes son endoparasitoides en estadios posthuevo de sus hospederos. En tales casos el hospedero está usualmente expuesto, tal como aquellos que se alimentan externamente sobre follaje. En estas situaciones un parasitoide externo podría estar en desventaja debido a la posibilidad de desecación, por ejemplo, icneumonidos pimplinos (Gauld y Bolton 1988).

Los cenobiontes endoparasitoides deben vivir dentro de un organismo con un sistema inmune activo y han desarrollado numerosas vías para existir en este entorno hostil. Algunos producen venenos químicos que previenen la encapsulación (la encapsulación es el fenómeno en el que un organismo invasor es rodeado por hemocitos que se endurecen, encerrándolo). Junto con los venenos, muchos icneumonidos y braconidos (Ichneumonoidea) cenobiontes

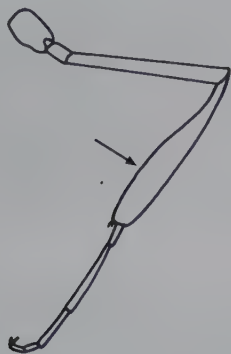
producen virus poli-ADN en el cáliz y los inyectan dentro del hospedero junto con el huevo y el veneno. Estos virus fueron descubiertos por Stoltz y Vinson (1979), parecen tener numerosos efectos en sus hospederos y actúan en una complicada sinergia con el veneno que también se inyecta dentro del hospedero. Estos virus no parecen ser incorporados dentro del ADN del hospedero pero atacan diferentes células de este, particularmente hemocitos. Los virus poli-ADN se transcriben y las proteínas que codifican se producen en estas células, lo que compromete la defensa del hospedero y puede tener otros efectos sobre el desarrollo y comportamiento del mismo (Turnbull y Webb 2002).

Localización del hospedero

Usualmente, la hembra adulta es la encargada de localizar el hospedero, pero en raras ocasiones los hospederos son «encontrados» por los huevos o el estadio larval del parasitoide. El primer *instar* larval de las familias calcidoideas Eucharitidae y Perilampidae se denomina larva planidia (Figura 5.5). Más que ser colocadas sobre, en o cerca del hospedero, son colocadas en lugares en los que existe probabilidad de paso de hospederos. Los huevos eclosionan rápidamente transformándose en el primer estadio larval activo. Esta larva carece de patas pero tiene sedas que le permiten una considerable movilidad. Cuando algún objeto se está moviendo cerca de la planidia, ésta salta rápidamente o corre sobre su cuerpo y se adhiere a este usando sus propias mandíbulas. El organismo al que se adhiere la larva planidia con frecuencia no es el hospedero. En el caso de los Eucharitidae (Figura 5.5), por ejemplo, esta usualmente se adhiere a una hormiga obrera adulta, se ubica en su espalda y la usa como medio de transporte hasta el nido de hormigas. Ya en el nido la planidia parasita larvas de hormiga. El uso de otras especies o individuos para transportarse o dispersarse se conoce como foresis. Un ejemplo común de foresis en mamíferos es el uso que el hombre hace de caballos, camellos y elefantes. El paso a través de un estadio larval altamente modificado, como la planidia, se conoce como hipermetamorfosis.

El único ejemplo de himenóptero en el que el huevo es el estadio que encuentra al hospedero, independientemente del evento de oviposición, se encuentra en miembros de la familia Trigonalidae. Los huevos de Trigonalidae se colocan sobre hojas. Estos continúan desarrollándose solamente si son ingeridos por orugas de lepidópteros o sínfitos. Si la oruga no es parasitada o capturada por una avispa social que alimente a la larva parasitoide, no hay desarrollo más avanzado. Debido a que la probabilidad de que los trigonálidos alcancen algún adulto vecino es pequeña, estos colocan típicamente miles de huevos.

Figura 5.7 Pata de *Pelecinus polyturator*. La flecha señala el área ensanchada de la tibia que aloja al órgano subgenual.



En la mayoría de los casos la localización del hospedero es responsabilidad directa de la hembra. Hay muchas estrategias que se pueden usar para localizar hospederos, frecuentemente las especies usan una combinación de métodos.

La percepción de vibraciones en el sustrato sobre el que vive el hospedero es una técnica usada por miembros de Orussidae (Vilhelmsen *et al.* 2001) y muchos Apocrita. En Orussidae las antenas de la hembra están modificadas como «cuenas de percusión» y con ellas golpean la superficie de la madera sustrato. Órganos subgenuales en la tibia anterior sienten las vibraciones emitidas desde la madera (Figura 5.7). Extensiones de los órganos subgenuales se encuentran en muchos miembros de otras superfamilias como los Ichneumonioidea, Proctotrupioidea y Evanioidea. Los órganos que sienten las vibraciones, se encuentran típicamente localizados en la tibia posterior; los parasitoides se asocian usualmente con madera pero en algunos casos, tales como Peleciniidae, el sustrato del hospedero es el suelo.

Quizás el método de localización de hospedero más ampliamente estudiado es la detección de químicos volátiles. Estos químicos pueden ser feromonas, restos vegetales, o esencias producidas por la planta u hongo hospederos, incluyendo químicos producidos por la planta como resultado del daño hecho por el insecto hospedero.

Los parasitoides de huevos —por ejemplo algunos miembros de las familias Scelionidae (Platygastroidea) y Trichogrammatidae (Chalcidoidea)— pueden ser foréticos sobre las hembras adultas; esperan el momento en que estas ovipositen, para desmontar y encargarse de los huevos recién colocados. Esta estrategia parece ser especialmente ventajosa para los parasitoides que deben atacar huevos recién colocados o huevos que están bien protegidos. Por ejemplo, el sceliónido *Mantibaria mantis* (Platygastroidea) debe atacar las masas de huevos de sus hospederos mántidos antes que se endurezca la sustancia espumosa que los rodea.

Las señales visuales son también utilizadas para la localización de hospedero. Estas señales son más comúnmente empleadas cuando los hospederos están muy cercanos, pero pueden usarse para orientar al parasitoide hasta el hábitat en el cual el hospedero tiene más probabilidad de ser encontrado. Miembros de la familia Evanioidea (Evanioidea) son parasitoides de masas de huevos de cucarachas, pero debido a que cada individuo consume más de un huevo, es más propio referirse a estos evánidos como depredadores. En varias ocasiones hemos observado pequeños enjambres de evánidos siguiéndonos durante la instalación de trampas de bandeja sobre la hojarasca en bosques lluviosos tropicales. Aparentemente los evánidos se encuentran a la espera de que los disturbios causados dejen masas de huevos al descubierto. El comportamiento parece análogo al de las garzas que siguen al ganado para alimentarse de los insectos que son perturbados a su paso.

Himenópteros depredadores

Con la excepción de las avispas sierra, abejas, hormigas y avispas de las agallas, se tiene la idea general de que los himenópteros son insectos esencialmente parasitoides. Aunque en número de especies este hábito esté representado abrumadoramente, también es cierto que hay cantidades no despreciables de especies depredadoras. En algunos casos la línea que separa el comportamiento parasítico del depredador es tenue y es difícil discernir cual de los dos es el que está presente. En algunas avispas basales y parasíticas el hábito se puede denominar depredador pues cada larva consume más de una presa. Por ejemplo, miembros de Evanioidea atacan ootecas de cucarachas con el resultado de la eliminación de todos o la mayoría de los huevos. Sin embargo, el hábito depredador tiene su máxima expresión en los Aculeata, grupo donde la transformación de ovipositor en aguijón ha dado paso a toda una forma de vida, y quizá esta estructura (y su veneno acompañante), junto con otros atributos, esté detrás del repetido surgimiento de la sociabilidad. Curiosamente algunos linajes de aculeados presentan estrategias típicas en las avispas parasitoides, como poliembrionía en Dryinidae o ectoparasitismo en un género de Sphecidae *s. str.*

Hábitos adultos de alimentación

Muchos himenópteros, especialmente abejas, se conocen bien como polinizadores de plantas, lo que resulta de su búsqueda de néctar y polen en las flores. Este fenómeno no está restringido a Aculeata. Muchos «Symphyta» están bien adaptados a la alimentación sobre flores y muchos han

desarrollado la apariencia peluda de las abejas, quizás como defensa mimética y/o como una adaptación coevolucionaria con sus plantas hospederas. La mayoría de los «Parasítica» adultos poseen piezas bucales adaptadas para alimentarse con líquidos y muchos, especialmente especies grandes y de vida larga en Evanioidea e Ichneumonoidea, se alimentan de néctar.

El mecanismo típico para beber el néctar está representado por la lengua (la glosa del labio) la cual se introduce en el líquido. Una vez la glosa esta revestida con néctar, es guardada dentro de la galea de la maxila. Las galeas usualmente son vainas bastante grandes que rodean el líquido y la lengua. La presión negativa ejercida desde la bomba cibarial produce entonces el vacío necesario para succionar el néctar dentro de la boca. Las galeas colapsan alrededor de la lengua y el proceso continúa hasta que la lengua se vacía. Hay notables variaciones en la alimentación con néctar, por ejemplo, los palpos maxilares pueden formar un largo tubo de alimentación que opera como pitillo para beber, o los palpos labiales pueden estar modificados para el mismo propósito. La lengua (glosa) puede, raramente, modificarse en una estructura en forma de pitillo. Todas estas modificaciones se encuentran en miembros de la subfamilia Agathidinae (Ichneumonoidea). No es extraño que los Agathidinae sean uno de los pocos grupos de Hymenoptera diurnos no aculeados que frecuentan hábitat desérticos. La habilidad para beber de los nectarios es casi seguramente una de las adaptaciones que los ayudan a vivir en ese tipo de hábitat.

Los parasitoides adultos pueden alimentarse directamente sobre sus hospederos. Esto se logra mediante la perforación de la cutícula del hospedero con las mandíbulas y la toma directa del líquido exudado. Alternativamente, el ovipositor puede usarse para perforar la cutícula del hospedero con el mismo fin. Una de las adaptaciones más sobresalientes, que ha evolucionado independientemente en muchos «Parasítica», es la habilidad para construir tubos. El ovipositor se inserta en el hospedero y un líquido se secreta recubriéndolo. La secreción se endurece para formar un tubo; después el ovipositor se guarda y el parasitoide adulto se alimenta de la hemolinfa que exuda del hospedero.

Ovipositores

Los Hymenoptera y Raphidioptera son los únicos entre los Holometabola que poseen un ovipositor, aunque se han desarrollado pseudo-ovipositores en moscas de la fruta de la familia Tephritidae. Las modificaciones del ovipositor en Hymenoptera son sobresalientes.

Tal como lo sugiere el nombre, los ovipositores de las avispas sierra tienen forma de sierra (Figura 5.8). Los ovipositores son lateralmente aplanados con la superficie

ventral aserrada. Esta es la condición primitiva en Hymenoptera y la sierra se usa usualmente para abrir grietas en tejidos vegetales, frecuentemente hojas, dentro de las cuales se deposita un huevo. Esta es la condición encontrada en la mayoría de los Xyeloidea, Pamphilioidea, Tenthredinoidea y Cephoidea. Hay miembros de Cephoidea que ovipositan dentro de tallos leñosos y herbáceos pero han mantenido el ovipositor en forma de sierra y aplanado lateralmente. Siricoidea y Xiphydrioidea representan el próximo paso hacia el desarrollo del ovipositor de los apócritos. Miembros de estas dos superfamilias presentan ovipositores cilíndricos que se usan para taladrar en la madera (Figura 5.9). El ovipositor que se encuentra en los Orussidae y la vasta mayoría de los Aculeata y «Parasítica» ha retenido la forma cilíndrica derivada del ancestro común compartido con las avispas de la madera (Figuras 5.10, 5.11, 5.12, 5.13 y 5.14). Existen excepciones en parasitoides especializados, tales como los braconidos (Ichneumonoidea) de la tribu Centistini. Muchos de estos tienen ovipositores aplanados diseñados para deslizarse entre los élitros de los escarabajos adultos que parasitan.

Hasta cierto punto, en la evolución de los Hymenoptera el metasoma no estuvo bien diferenciado del mesosoma. En determinado momento se desarrolló en los Apocrita una evidente constricción entre el primer y segundo segmentos abdominales para producir lo que se conoce comúnmente como «cintura de avispa». En las avispas apócritas, por tanto, lo que aparentemente es el tórax está en realidad conformado por el tórax más el primer segmento abdominal, y el aparente abdomen ha perdido el primer segmento (Figura 4.5 en el Capítulo 4). Las estructuras resultantes se denominan más frecuentemente el mesosoma (cuerpo medio) y metasoma (cuerpo posterior). La constricción facilita la gran movilidad del metasoma y ayuda a que el ovipositor se convierta en el arma versátil que es.

El ovipositor de los himenópteros tiene varias funciones: oviposición, agujoneo defensivo, aplicación de químicos —especialmente veneno a los hospederos—, marcaje de hospederos, discriminación y aceptación de hospederos, localización de hospederos, selección del lugar de oviposición, muerte de huevos competidores, y construcción de tubos de alimentación. La parte externa del ovipositor está integrada por una valva dorsal y un par de valvas ventrales (Figura 5.11), aunque algunas veces la valva dorsal también se divide a lo largo de su longitud (Figura 5.9). Las valvas dorsal y ventrales están conectadas por una lengua y un surco de unión que corre a lo largo del ovipositor. La lengua se conoce como raquis y el surco como el aulax. Juntos forman el olisteter (Figura 5.14). El olisteter permite que las valvas dorsal y ventrales se muevan independientemente la una de las otras mientras permanecen conectadas. Diferencias en el engrosamiento y forma del raquis, del aulax o de las valvas dorsal y ventrales, le permiten al ovipositor

dirección y flexión. El canal ovígero corre a lo largo del ovipositor entre las valvas ventrales (Figura 5.11, 5.14). Además de los huevos, por allí pasa el veneno y algunas veces otras sustancias como virus poli-ADN.

Los ovipositores son de muchas formas y tamaños, y su morfología refleja frecuentemente su función. Los ovipositores, que se utilizan para taladrar a través de sustratos duros, especialmente madera, con frecuencia tienen pro-

fundas sierras cerca de la punta de las valvas ventrales y un nodo o protuberancia en la valva dorsal (Figura 5.10). Puede haber también sierras sobre la valva dorsal. Las sierras se aferran al interior del orificio que esta siendo perforado y el nodo aplica presión extra contra las paredes del mismo, lo cual presiona las sierras y permite afirmar su agarre en la superficie. Cuando las sierras son muy reducidas o ausentes, no les es posible penetrar superficies duras; se puede asumir

Figura 5.8

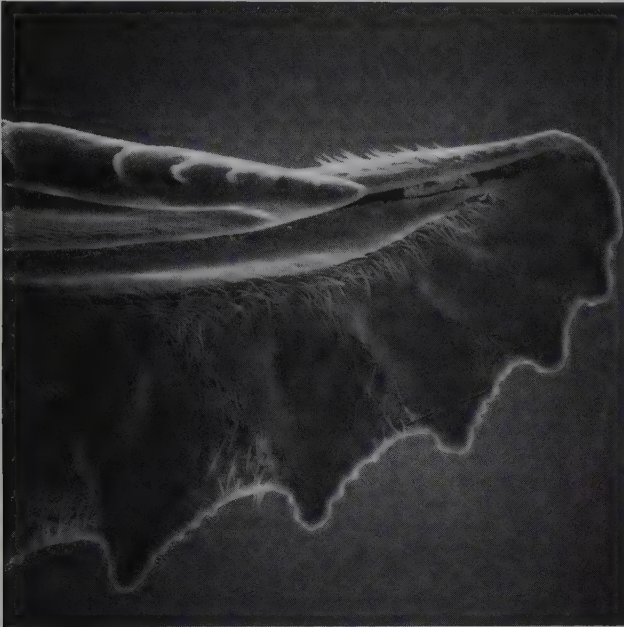


Figura 5.9



Figura 5.10

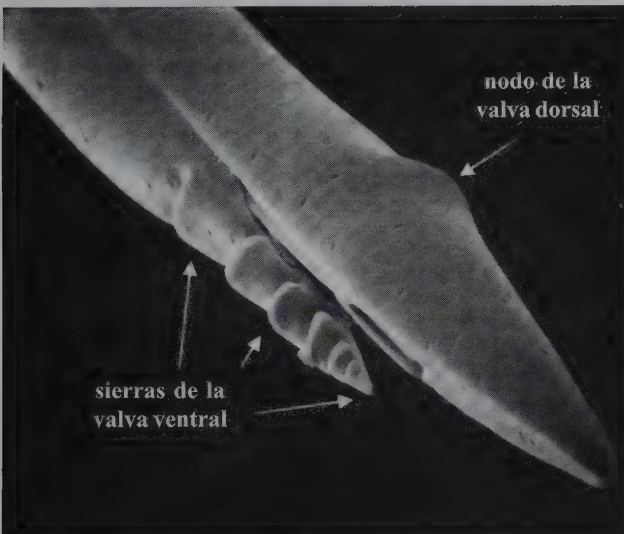
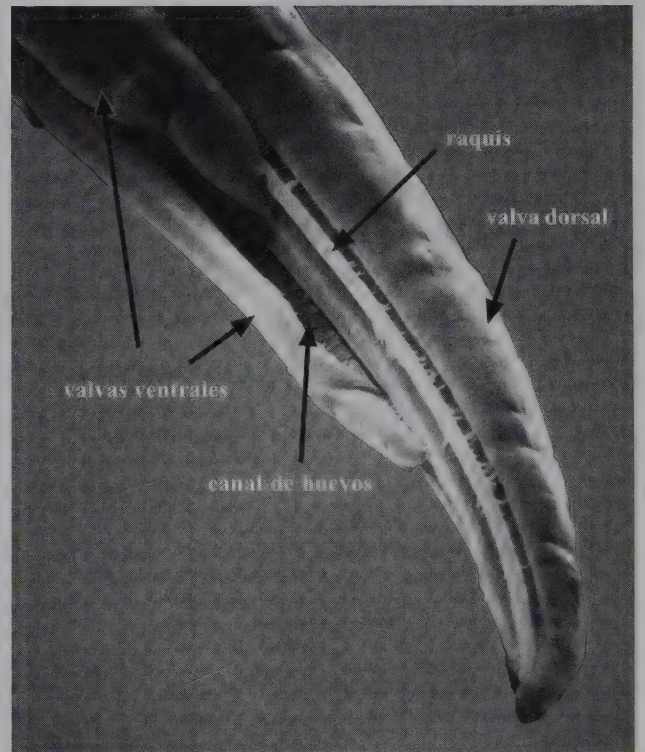


Figura 5.11



Figuras 5.8-5.11: 5.8 Vista lateral del ápice del ovipositor de Tenthredinidae; 5.9 Vista dorsal de ovipositor y cubierta de ovipositor en Siricidae; 5.10 Aspecto lateral del ápice de ovipositor de *Bracon* sp. (Braconidae); 5.11 Vista ventral lateral del ápice del ovipositor de *Nealiolus* sp. (Braconidae).

que, si la oviposición se hace dentro de madera, se usará una grieta o hueco existente. Cuando un ovipositor de no aculeado es corto, esto usualmente significa que ataca un hospedero expuesto, que puede ser huevo, larva o adulto. Generalmente las especies que atacan larvas expuestas tienen un ovipositor corto en forma de daga, especialmente si atacan hospederos que se encuentran en los últimos estadios y son relativamente grandes. Muchos parasitoides huevo-larvales tienen ovipositores de forma similar pero las puntas de las valvas son necesariamente mucho más agudas (Figura 5.11).

Algunos ovipositores tienen una muesca preapical o indentación sobre la valva dorsal (Figura 5.13). Estas indentaciones se encuentran usualmente en endoparasitoides. El ovipositor se inserta justo hasta la muesca, lo cual permite que entre en el hospedero hasta la profundidad necesaria. La muesca se encuentra en ocasiones modificada en una a pinza de tal manera que la cutícula del hospedero queda sujeta por la muesca (Lanteren *et al.* 1998). Se piensa que esta modificación es efectiva en el mantenimiento de la inserción del ovipositor mientras el hospedero se encuentra tratando de huir retorciéndose. Una función similar la realizan algunas veces las barbas de la parte ventral del ovipositor, en especies de *Coccygidium* que atacan a larvas relativamente grandes de Lepidoptera (Figura 5.12).

Primitivamente, el ovipositor está expuesto y si se dirige ventralmente dentro del sustrato, su movilidad se encuentra limitada por la combinación de la longitud del metasoma más la longitud de las patas posteriores. Sin embargo, está probado que para algunos «Parasitica» existen ventajas en el desarrollo de ovipositores largos. Las vías más simples para superar la limitación mencionada, son la prolongación del metasoma y/o de las patas posteriores, como sucede en Stephanidae (Stephanoidea). Estas modificaciones permiten que la base del ovipositor se ubique bastante lejos del sustrato. Cuando un ovipositor está expuesto y es claramente más largo que la extensión de las patas más el metasoma, este probablemente no se encuentra diseñado para taladrar a través de sustrato; es más probable que la hembra lo utilice introduciéndolo en orificios abiertos en el sustrato donde vive el hospedero.

Muchos Aulacidae y Gasteruptionidae (Evaniomorpha), y muchos miembros de Labenini y Cenocoeliinae (Ichneumonoidea) presentan el metasoma ubicado bastante arriba de la coxa posterior; esto permite al ovipositor ser un poco más largo, es decir, igual a la suma de la longitud del metasoma, la distancia entre la coxa posterior y la articulación metasomal y la longitud de las patas posteriores. Muchas especies con esta articulación metasomal aberrante también presentan surcos entre las coxas posteriores que ayudan a soportar el

Figura 5.12

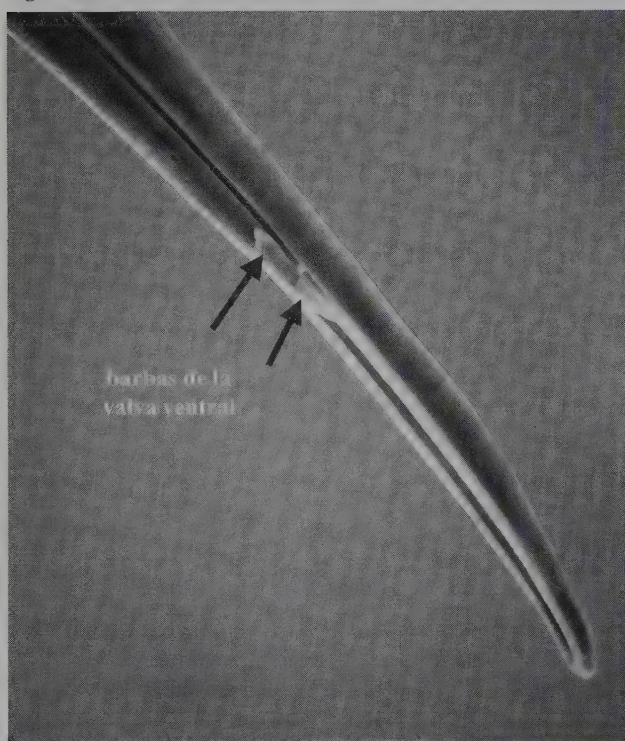
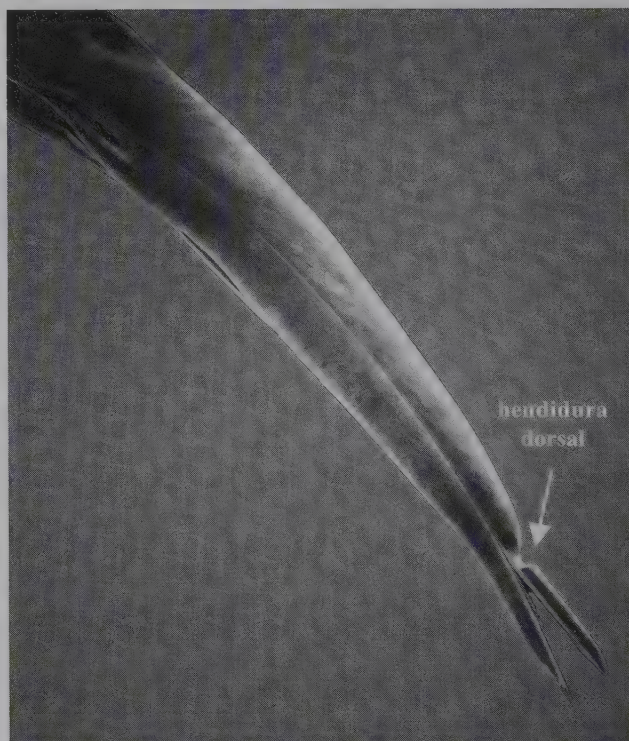


Figura 5.13



Figuras 5.12-5.13: 5.12 Vista ventral lateral del ápice del ovipositor de *Coccygidium* sp. (Braconidae); 5.13 Vista lateral del ovipositor de *Homolobus* sp. (Braconidae).

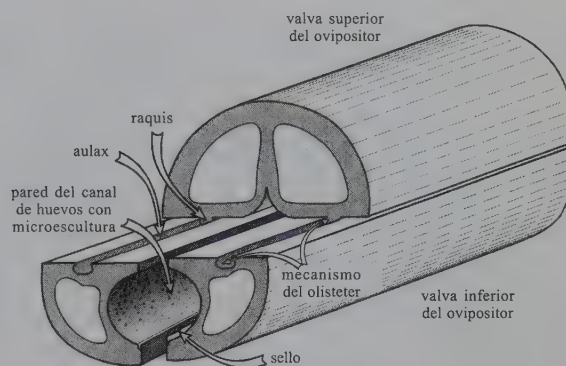
ovipositor durante la oviposición.

Otro método usado para soportar un ovipositor largo es el enrollamiento del ovipositor dentro del cuerpo. Los ovipositores enrollados pueden ser encontrados en todos los Orussidae, Ibaliidae, y miembros del género *Megarhyssa* (Ichneumonoidea), donde las hembras son capaces de enrollar su ovipositor en un saco membranoso en el ápice del metasoma para concederle longitud extra. Finalmente, los platigastroideos y crisidinos (Chrysidoidea) son capaces de manejar telescópicamente los segmentos terminales del abdomen para alcanzar los lugares de oviposición.

En un grupo de himenópteros el ovipositor se ha modificado en las hembras para formar el aguijón. De acuerdo con Chapman (1998) esta transición no ha implicado modificaciones mayores de estructura; excepto que los huevos, en vez de pasar a través de las valvas del ovipositor, se abren paso a través de la abertura de la cámara digital en su base. El aguijón está asociado a glándulas de veneno cuya producción de químicos varía de un grupo a otro. El capítulo 9 trata en detalle los tipos de veneno, las picaduras a humanos, su sintomatología y tratamiento.

Por último, cabe anotar que muy pocos Hymenoptera parasitoides son capaces de infligir una punzada con el aguijón, que pueda ser percibida por los humanos como dolorosa. Hay excepciones a esta regla, por ejemplo, algunos Ophioninae (Ichneumonoidea) nocturnos que son el tormento de lepidopterólogos en noches iluminadas, y algunos miembros diurnos del género *Joppa* (Ichneumonoidea). Ambos taxones presentan ovipositores cortos y poderosos; raramente algunos Hymenoptera parasitoides con ovipositor pueden causar una picadura ligeramente dolorosa, como es

Figura 5.14 Estructura, en sección transversa, de un ovipositor.



el caso de *Digonogastra* (Ichneumonoidea). En estos casos, el dolor dura usualmente un segundo, pero es suficiente para que la persona deje ir al espécimen (M. Sharkey, observación personal).

Agradecimientos

A Dan Janzen, Lars Vilhelmsen, David Wahl, David Carmean, David Smith, Lynn Kimsey, Matt Buffington, Katja Seltnmann y Andy Boring por contribuciones y/o información que han enriquecido este capítulo.

Literatura citada

- Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264, en: Waage, J. y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press., London.
- Chapman, R. F. 1998. *The insects: Structure and function*. Cambridge University Press, London.
- Eberhard, W. 2000. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometes argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9:220-240.
- Evans, H. E. 1987. Order Hymenoptera, pp. 597-710, en: Stehr, F. W. (ed.). *Immature insects*. Vol. 1. Kendall/Hunt Pub. Co., Iowa.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford.
- Gauld, I. y P. E. Hanson. 1995. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera, pp. 138-156, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. The Natural History Museum, London.
- Gaston, K. J. 1991. The magnitude of global species richness. *Conservation Biology* 5:283-296.
- Gaston, K. J., I. D. Gauld y P. Hanson. 1996. The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography* 23:105-113.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grissell, E. E. 1999. Hymenopteran biodiversity: Some alien notions. *American Entomologist* 45:235-244.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and evolutionary biology*. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Hanson, P. e I. D. Gauld (eds). 1995. *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford.
- Hawkins, B. A. 1993. Refuges, host population dynamics and the genesis of parasitoid diversity, pp. 235-256, en: LaSalle, J. e I.D. Gauld (eds.). *Hymenoptera and*

- biodiversity*. CAB International, Wallingford UK.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Lanteren, J. C. van, N. Isidoro y F. Bin. 1998. Functional anatomy of the ovipositor clip in the parasitoid *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Hymenoptera: Eucilidae), a structure to grip escaping host larvae. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 27:263-268.
- LaSalle, J. 1993. Parasitoid Hymenoptera, biological control and biodiversity, pp. 197-216, en: LaSalle, J. e I. D. Gauld, (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford UK.
- Longino, J. T. y R. K. Colwell. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7(4):1263-1277.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brasil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence of ant diversity, pp. 115-141, en: LaSalle, J. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford UK.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Cambridge.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. M. Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera, pp. 459-474, en: Melic, A., J. J. de Haro, M. Mendez e I. Ribera (eds.). *Evolución y filogenia de Arthropoda*. Volumen monográfico SEA, No. 26.
- Nuttall, M. J. 1980. Insect parasites of *Sirex*. *Forest and timber insects in New Zealand* 47: sin páginas numeradas.
- O'Neill, K. M. 2001. *Solitary wasps. Behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Pennachio, F. y M. R. Strand. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 51:233-258.
- Peterson, A. 1948. *Larvae of insects, an introduction to Nearctic species. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera*. Privately published.
- Powell, J. A. y W. J. Turner. 1975. Observations on ovipositional behavior and host selection in *Orussus occidentalis* (Hymenoptera: Siricoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* 48:299-307.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman y Hall, London.
- Rawlings, G. B. 1957. *Guiglia schauinslandi* (Ashmead) (Hym. Orussidae), a parasite of *Sirex noctilio* (Fabricius) in New Zealand. *The Entomologist* 90:35-36.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Slobodchikoff, C. N. 1967. Bionomics of *Grotea californica* Cresson, with a description of the larva and pupa (Hymenoptera: Ichneumonidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 43:161-168.
- Smith, D. R. 1993. Systematics, life history, and distribution of sawflies, pp. 3-32, en: Wagner, M. R. y K. F. Raffa (eds.). *Sawfly life history adaptations to woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Smith, D. R. 1995. A new species of Xiphydriidae (Hymenoptera) from Chile. *Revista Chilena de Entomologia* 22:21-24.
- Stoltz, D. B. y S. B. Vinson. 1979. Viruses and parasitism in insects. *Advances in Virus Research* 24:377-388.
- Stork, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rainforest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7:161-180.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. *Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects*. 7th ed. Thomson-Brooks/Cole, Belmont, CA.
- Turnbull, M. W. y B. A. Webb. 2002. Perspectives on polydnavirus origins and evolution. *Annual Review of Virology* 58:203-254.
- Uematsu, H. y A. Sakanoshita. 1987. Effects of venom from an external parasitoid, *Euplectrus kuwanae* (Hymenoptera: Eulophidae) on larval ecdysis of *Argyrogramma albobristata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology* 22:139-144.
- Vilhelmsen, L. 2003. Larval anatomy of Orussidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 12:346-354.
- Vilhelmsen, L., N. Isidoro, R. Romani, H. H. Basibuyuk y D. L. J. Quicke. 2001. Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: The subgenual organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology* 121:63-84.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.

Apéndice

Tabla 5.1 Superfamilias y familias de himenópteros del mundo, siguiendo la clasificación adoptada en Gauld y Hanson (1995). Los datos de riqueza conocida de especies y biología han sido extractados fundamentalmente de Gaston (1993) aunque con modificaciones y actualizaciones de Goulet y Huber (1993) y Hanson y Gauld (1995). Adaptación para este libro: Nieves-Aldrey, Fontal-Cazalla y Fernández.

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	Número de especies	Biología
XYELOIDEA		
Xyelidae	56	Fitófagos en conos de pinos
PAMPILIOIDEA		
Megalodontidae	70	Larvas fitófagas en plantas herbáceas
Pamphiliidae	232	Algunas especies fitófagas en Pinaceae y Rosaceae
TENTHREDINOIDEA		
Argidae	812	Fitófagos externos de hojas
Blasticotomidae	9	Fitófagos en el interior de tallos de helechos
Cimbicidae	131	Fitófagos externos de plantas
Diprionidae	90	Fitófagos externos de coníferas
Pergidae	411	Fitófagos externos; algunos minadores
Tenthredinidae	3.840	Fitófagos externos, gallícolas, minadores o frugívoros
CEPHOIDEA		
Cephidae	79	Fitófagos barrenadores en tallos leñosos y en gramíneas
SIRICOIDEA		
Anaxyelidae	1	Fitófagos barrenadores de madera en coníferas
Siricidae	87	Fitófagos barrenadores de coníferas y angiospermas
XIPHYDRIOIDEA		
Xiphydriidae	94	Fitófagos barrenadores en angiospermas
ORUSSOIDEA		
Orussidae	69	Ectoparasitoides de larvas barrenadoras de madera de coleópteros e himenópteros
STEPHANOIDEA		
Stephanidae	100	Ectoparasitoides de coleópteros barrenadores

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	Número de especies	Biología
TRIGONALIOIDEA		
Trigonalidae	75	Endoparasitoides; la mayoría hiperparásitos
MEGALYROIDEA		
Megalyridae	45	La mayoría ectoparasitoides de larvas de coleópteros xilófagos
EVANIOIDEA		
Aulacidae	150	Ectoparasitoides de larvas de coleópteros y sínfitos barrenadores de madera
Evaniidae	400	Predadores o parasitoides de ootecas de cucarachas
Gasteruptiidae	500	Ectoparasitoides o cleptoparásitos en nidos de aculeados
CERAPHRONOIDEA		
Ceraphronidae	354	Ectoparasitoides y endoparasitoides de Diptera, Thysanoptera, Lepidoptera y Neuroptera; hiperparasitoides de Braconidae
Megaspilidae	448	Ectoparasitoides y endoparasitoides de Homoptera, Neuroptera, Diptera e hiperparasitoides de «Homoptera»
PROCTOTRUPOIDEA		
Austroniidae	3	Biología desconocida
Heloridae	7	Endoparasitoides de Chrysopidae (Neuroptera)
Monomachidae	20	Biología desconocida para la mayoría de las especies; una especie endoparasitoide de Diptera
Pelecniidae	2	Endoparasitoide de Scarabaeidae
Peradeniidae	2	Biología desconocida
Renyxidae	1	Biología desconocida
Roproniidae	18	Biología desconocida
Vanhorniidae	5	Biología desconocida; una especie parasitoide de Eucnemidae (Coleoptera)
Diapriidae	2.300	La mayoría endoparasitoides de Diptera
Proctotrupidae	310	Endoparasitoides de Coleoptera y Diptera
PLATYGASTROIDEA		
Platygastridae	1.100	Endoparasitoides de Cecidomyiidae (Diptera), Coleoptera y Homoptera
Scelionidae	3.000	Endoparasitoides de huevos de insectos y arañas

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	Número de especies	Biología
CYNIPOIDEA		
Austrocynipidae	1	Endoparasitoides de larvas de Oecophoridae (Lepidoptera) en conos de <i>Araucaria</i>
Cynipidae	1.369	Fitófagos gallicolas e inquilinos en plantas angiospermas, especialmente <i>Quercus</i>
Figitidae	1.411	Endoparasitoides de Diptera, Neuroptera, «Homoptera» e Hymenoptera
Ibaliidae	20	Endoparasitoides de larvas barrenadoras de sirícidos (Hymenoptera)
Liopteridae	145	Endoparasitoides de larvas barrenadoras de Buprestidae y Cerambycidae
CHALCIDOIDEA		
Agaonidae	650	Polinizadores, no polinizadores y parasitoides en especies de <i>Ficus</i> (Moraceae)
Aphelinidae	1.120	Endoparasitoides, ectoparasitoides o hiperparasitoides especialmente de «Homoptera»
Chalcididae	1.875	Endoparasitoides primarios o hiperparasitoides principalmente de Lepidoptera y Diptera
Elasmidae	260	Parasitoides primarios de Lepidoptera y Vespidae o hiperparasitoides
Encyrtidae	3.825	Principalmente endoparasitoides de «Homoptera»; también parasitoides primarios o hiperparasitoides de una gran variedad de órdenes de insectos y Arachnida
Eucharitidae	380	Ectoparasitoides de Formicidae (Hymenoptera)
Eulophidae	3.900	Predominantemente parasitoides de larvas minadoras o gallicolas de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera
Eupelmidae	900	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y otros órdenes de insectos y Araneae
Eurytomidae	1.425	Fitófagos, gallicolas, seminívoros, ectoparasitoides o hiperparasitoides de larvas de insectos gallicolas, minadores o barrenadores
Leucospidae	240	Ectoparasitoides de himenópteros solitarios aculeados
Mymaridae	1.400	Parasitoides de huevos de insectos, principalmente de «Homoptera» y Hemiptera

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	Número de especies	Biología
Mymaromatidae	9	Biología desconocida
Ormyridae	90	Parasitoides de larvas de especies galícolas de Diptera e Hymenoptera
Perilampidae	260	Hiperparasitoides de Lepidoptera o parasitoides primarios de larvas barrenadoras de Anobiidae y Platypodidae (Coleoptera)
Pteromalidae	4.115	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de gran cantidad de órdenes de insectos
Rotoitidae	2	Biología desconocida
Signiphoridae	80	Parasitoides primarios o hiperparasitoides de «Homoptera»
Tanaostigmatidae	90	Fitófagos galícolas
Tetracampidae	50	Parasitoides de Diptera y endoparasitoides de Chrysomelidae y Diprionidae
Torymidae	1.150	Ectoparasitoides de dípteros e himenópteros galícolas; parasitoides de ootecas de Mantidae o de Lepidoptera y Coleoptera; algunas especies seminívoras o galícolas
Trichogrammatidae	675	Parasitoides de huevos de una gran variedad de órdenes de insectos
ICHNEUMONOIDEA		
Braconidae	40.000	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de insectos
Ichneumonidae	60.000	Ectoparasitoides, endoparasitoides o hiperparasitoides de insectos y arañas
CHRYSIDOIDEA		
Bethylidae	2.200	Ectoparasitoides de Lepidoptera y Coleoptera; se han reportado ataques sobre esfécidos
Chrysididae	3.000	Ectoparasitoides o cleptoparásitos de distintos órdenes de insectos
Dryinidae	1.100	Ectoparasitoides de «Homoptera» Auchenorrhyncha
Embolemidae	10	Biología en gran medida desconocida, una especie parasitoide de ninfas de Fulgoroidea (Auchenorrhyncha)

Superfamilias y familias de Hymenoptera en el mundo	Número de especies	Biología
Plumariidae	20	Biología desconocida
Sclerogibbidae	10	Ectoparasitoides de ninfas de Embioptera
Scolebythidae	8	Ectoparasitoides de Cerambycidae
VESPOIDEA		
Bradynobaenidae	200	Biología en gran parte desconocida, una especie ectoparasitoide de solífugos (Arachnida)
Formicidae	8.800	Fitófagos y predadores sociales
Mutillidae	5.000	Ectoparasitoides solitarios de estados inmaduros de otros insectos, principalmente Hymenoptera Aculeata, pero también Diptera, Lepidoptera, Coleoptera y Blattodea
Pompilidae	4.200	Ectoparasitoides solitarios de arañas o cleptoparásitos.
Rhopalosomatidae	34	Ectoparasitoides solitarios de Gryllidae
Sapygidae	80	Ectoparasitoides o cleptoparásitos de larvas de Megachilidae, Apidae y Eumeninae
Scoliidae	300	Ectoparasitoides de larvas de Coleoptera, Scarabaeoidea y Curculionoidea
Sierolomorphidae	10	Probablemente ectoparasitoides de otros insectos
Tiphiidae	1.500	Ectoparasitoides de larvas de Coleoptera
Vespidae	4.170	Predadores solitarios o sociales; algunas especies Cleptoparásitas en nidos de especies sociales
APOIDEA		
Apidae	20.000	Polinívoros, ectoparasitoides y cleptoparasitoides solitarios o sociales
Sphecidae	8.000	Predadores solitarios de insectos y arañas y cleptoparásitos
TOTAL	199.000	

CAPÍTULO 6

Métodos generales de recolección

C. E. Sarmiento

Los himenópteros son muy abundantes y prácticamente se encuentran en cualquier ambiente. Por esta razón existen muchas técnicas de recolección; algunas permiten capturar especies de muchos taxa mientras que otras son

bastante específicas. En este sentido, es importante anotar que toda trampa impone un sesgo en el tipo y abundancia del material capturado. En este capítulo se hace un breve recuento de los principales métodos de captura y procesamiento.

Métodos de captura

Se han excluido métodos de captura que no garantizan la recuperación de especímenes en buen estado para montaje e identificación. Por ejemplo, las trampas amarillas con pegante, si bien atraen muchos himenópteros, no permiten su fácil remoción y generalmente desprenden alas o patas.

Captura libre

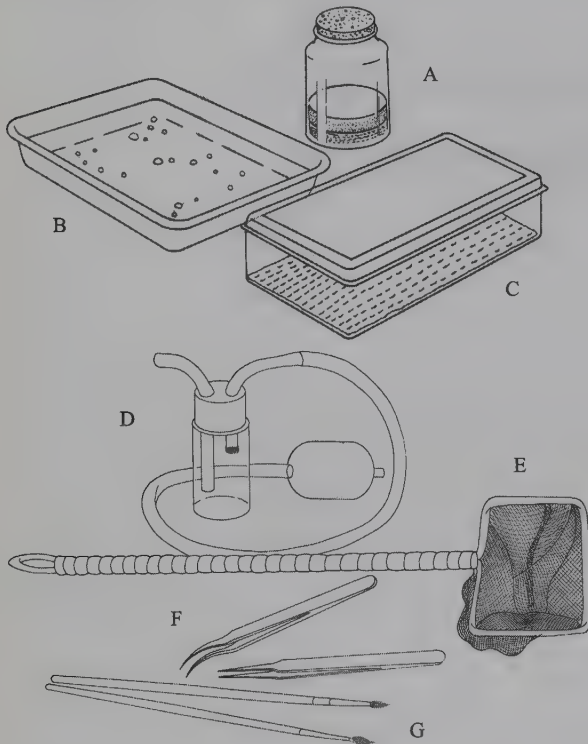
Este es quizás el método más indicado para tener un cubrimiento taxonómico relativamente completo de la riqueza de himenópteros no voladores; es especialmente bueno para conocer los hábitos de las especies, por esto, la captura directa nunca debería descartarse en reconocimientos faunísticos. No obstante sus bondades, este método tiene tres desventajas: la primera, y de lejos la más importante, es que requiere mucho tiempo; la segunda es que, dado que algunas especies son muy pequeñas y habitan lugares crípticos o de difícil acceso, es muy difícil recabar información; la tercera es que la habilidad del investigador para conseguir insectos determina el éxito del método. En este sentido, la posibilidad de que otros investigadores repitan experimentos con fines de comparación, puede ser limitada. No obstante, acudir a muchos participantes durante una jornada de captura, puede reducir este problema.

Captura con la mano

Si bien pareciera difícil de aceptar, muchos —si no la mayoría de los himenópteros— pueden ser capturados directamente con la mano. En primer lugar sólo las hembras tienen ovipositor o aguijón. En segundo lugar, la longitud del ovipositor no es un buen indicador de su efectividad como arma defensiva contra captores. Ovipositores o aguijones muy cortos —el caso de los de los grupos más diversos tales como los «Parasítica»— no logran atravesar la piel humana. Ovipositores muy largos —como los que exhiben algunos Ichneumonidae y Bracnidae— sólo logran penetrar mediante la ejecución de un complejo comportamiento. En el caso de ovipositores o aguijones suficientemente duros y largos como para atravesar la piel, presentes en muchos aculeados, estos son efectivos sólo si el insecto logra sujetar su cuerpo contra la piel de manera que pueda ejercer presión con el abdomen para hacer la inserción. La técnica para atrapar estos insectos sin ser picado, consiste en sujetarlos suavemente entre los dedos mientras se les hace girar constantemente; si el animal no puede fijar sus patas a la piel y estar quieto por un instante, no podrá picar. Este método requiere habilidad y tranquilidad para proceder pero funciona bastante bien.

También se pueden usar aditamentos para facilitar el acceso al insecto. Estos elementos han sido desarrollados principalmente para recolección de aculeados. A continuación describiremos algunos de ellos y su modo de empleo (Figura 6.1).

Figura 6.1 Algunos aditamentos utilizados para la captura y procesamiento de insectos: A. Cámara letal; B. bandeja; C. cámara húmeda; D. aspirador; E. red de acuario; F. pinzas; G. pinceles.



Hisopos de algodón

En este caso, se mantiene a mano un hisopo de algodón impregnado con alcohol y se coloca rápidamente encima del himenóptero empapándolo y paralizándolo de manera casi inmediata. La ventaja de este método es que no requiere mucha precisión, y una vez capturado el animal, se transfiere con unas pinzas al vial respectivo dejando el algodón listo para ser usado de nuevo; no obstante, la mayor desventaja es su difícil aplicación en superficies poco firmes como ramas delgadas.

Pinzas

Quizás las mejores son las pinzas «Featherweight», pues no maltratan al animal y permiten sujetarlo con propiedad. Se trata de pinzas metálicas bastante livianas y suaves. Las pinzas pueden facilitar el acceso a sitios difíciles, aunque requieren mayor habilidad que el hisopo de algodón. Un aspecto importante para la apropiada captura es la rigidez de las pinzas; pinzas muy duras no se deben usar pues fácilmente aplastarán el insecto y lo harán inútil para el trabajo taxonómico.

Pinceles

Un pincel delgado de punta relativamente aguda y frecuentemente empapado con alcohol es excelente para la captura de ejemplares medianos y pequeños; no requiere excepcionales habilidades de captura y puede llegar a las más variadas superficies; de otro lado, si el alcohol toca al animal, la captura está prácticamente asegurada pues además de su acción química, la fuerza cohesiva del líquido lo detiene. Es importante resaltar que en ocasiones el olor a alcohol puede alarmar a los insectos antes de ser tocados con el pincel, por lo que se recomienda actuar con destreza.

Aspiradores

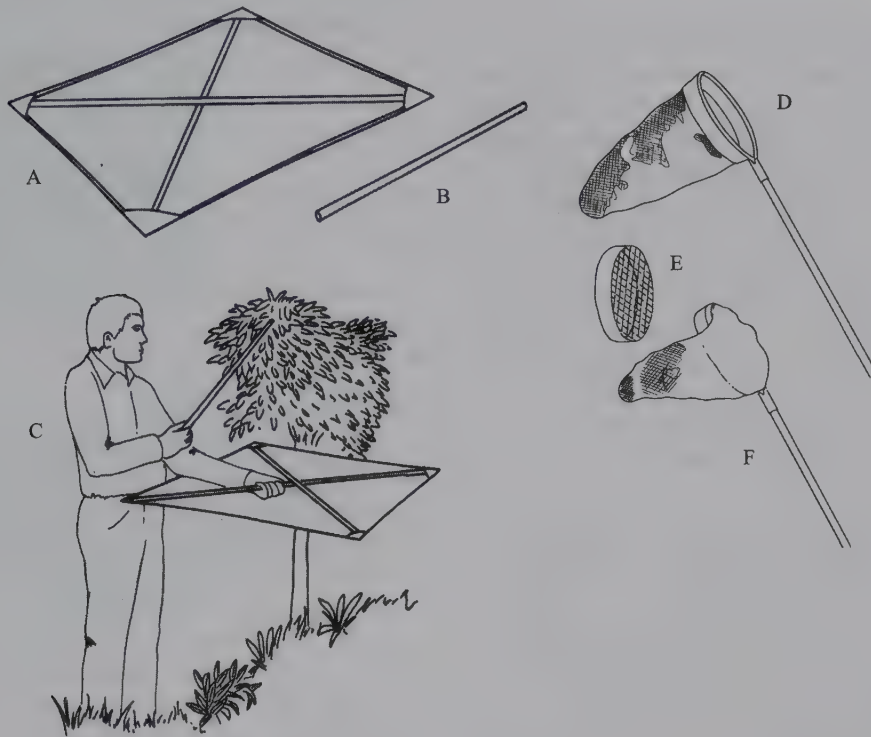
Se consiguen muchas variantes de estos aparatos. Los aspiradores de succión con la boca son de fácil manejo y tienen la ventaja de permitir el acceso a lugares recónditos; no obstante, en ocasiones su uso intensivo puede provocar problemas clínicos, ya que los filtros de estos aparatos no retienen microorganismos. Otro problema potencial con hormigas es que pueden liberar ácidos nocivos para los pulmones (Bestelmeyer *et al.* 2000). Existen bombas manuales de caucho como las usadas para pipetas de vidrio o hay aspiradoras eléctricas que desempeñan una buena labor, aunque en éste último caso la cantidad de material no deseado que se aspira puede ser inconveniente. También pueden ser utilizados para realizar captura selectiva de insectos, después de realizar barridos con jama.

Red entomológica o jama

Es la herramienta fundamental en el trabajo entomológico, no sólo con himenópteros sino con casi cualquier grupo de insectos. Se trata de un embudo de tela fina sujeto a un aro metálico que es maniobrado mediante un mango cuya longitud depende de las necesidades y gustos del investigador. En general, esta red sirve para la captura de himenópteros voladores como pompílicos, véspidos, abejas, sínfitos e ichneumonoideos, entre otros; no obstante, la mayor diversidad de himenópteros —y la que requiere con urgencia mayor atención— se encuentra en grupos con tamaños inferiores a 1.5 mm. Para estos grupos es indispensable utilizar una jama con tela de poro muy pequeño, que debe pedirse específicamente al fabricante o ser confeccionada por el investigador.

Para capturar himenópteros grandes, se hace un pase rápido de la jama y luego se cierra mediante un giro igualmente rápido que dobla la tela sobre el aro, impidiendo la

Figura 6.2 Herramientas de apoyo para la recolección manual: **A.** Lona; **B.** Agitador de follaje; **C.** Representación del uso del agitador; **D.** Jama; **E.** Esquema de una malla ajustable a la boca de la jama; **F.** Jama cerrada luego de capturar el insecto.



salida del animal (Figura 6.2). En el caso de los microhimenópteros, el pase suave y continuado de la jama sobre vegetación baja (de altura menor a 1m) arroja los mejores resultados. Luego de hacer los pases, se puede cerrar la jama y retirar cuidadosamente los insectos de interés con un aspirador manual. Tanto la velocidad como la dirección del jameo pueden marcar la diferencia en el número y tipo de insectos capturados. Insectos muy pequeños se capturarán fácilmente con pases suaves, caminando pausadamente a lo largo de vegetación muy baja, mientras que insectos mas grandes requieren pases rápidos sobre arbus-tos, de abajo arriba, mientras se camina velozmente. Definir un valor óptimo de fuerza y velocidad en estos movimientos depende del grupo de interés.

En la mayoría de casos, los insectos pueden sacrificarse inmediatamente en una frasco con alcohol etílico o colocarse en una cámara con vapores de cianuro o acetato de etilo. Para ver detalles sobre la construcción de este tipo de cámaras, se recomienda revisar textos de entomología básicos como Borror *et al.* (1989). Huelga anotar que las abejas no deben ser sacrificadas en alcohol pues la identificación de muchas especies tropicales depende de la orientación de sus setas y pelos; esta característica se puede perder al mojar al ejemplar. Las abejas sólo deben ser sacrificadas en alcohol si se van a usar para estudios moleculares, en cuyo caso se recomienda tener duplicados de cada morfoespecie

tanto en alcohol como en seco. Esta misma recomendación se aplica a los demás grupos de insectos.

Si bien la captura individual con jama es un método bastante limpio y permite recoger ejemplares en excelentes condiciones, puede requerir demasiado tiempo; por esto, se han desarrollado algunas metodologías para hacer muestreos mas intensivos. A continuación describiremos algunas de ellas.

Técnica de jama con malla

Esta técnica fue diseñada para la captura de microhimenópteros e insectos pequeños. Con una cuerda se amarra una malla metálica de poro de 1 cm a la boca de la jama (Figura 6.2); esta malla debe ser de alambre resistente. La jama se pasa fuertemente contra la vegetación. La malla permitirá que los pequeños insectos queden dentro de la red mientras que evitará que las hojas y ramas entren. Cuando se termina la captura, se hacen varios pases fuertes en el aire para acumular todos los insectos en el extremo de la red y se cierra rápidamente con la mano. Posteriormente, se introduce esta parte de la jama dentro de una cámara letal o se abre y sacude frente a un frasco de boca ancha con alcohol. Esta información puede ser ampliada en http://www.research.amnh.org/entomology/social_insects/training/Hymcoll.doc

Técnica de la bolsa plástica

Con este método se pueden hacer capturas intensivas de microhimenópteros por lapsos relativamente largos. En una bolsa plástica transparente de grueso calibre, de 80x50 cm aproximadamente, se depositan unos 200-250 ml de agua con un poco de jabón. En lugar del agua jabonosa también se pueden usar hisopos de algodón empapados con acetato de etilo; éstos se mantienen en un frasco hermético y se introducen en la bolsa plástica en la medida en que el hisopo en uso pierde efectividad.

Los insectos se capturan mediante pases continuados de la jama sobre la vegetación o área deseada; cada 15 minutos, aproximadamente, se hacen varios pases muy fuertes en el aire para acumular todos los insectos en el extremo de la red y se cierra rápidamente con la mano, se invierte la jama sujetando el extremo cerrado y se abre dentro de la bolsa plástica muy cerca del fondo. A continuación se abre la jama mientras se sacude vigorosamente para hacer caer los insectos. El jabón facilita el ahogamiento rápido de los ejemplares capturados. Se extrae la jama y se cierra la bolsa plástica, y luego se repite el procedimiento tanta veces como se quiera. En el caso de usar acetato de etilo, conviene esperar más tiempo antes de insertar una nueva muestra y se debe actuar con más presteza.

En el caso de usar agua jabonosa, al finalizar la jornada se vierte todo el contenido de la bolsa en la jama y se enjuaga cuidadosamente la bolsa varias veces. El chorro de agua siempre debe ser continuo y muy suave, como el producido por una regadera de jardinería; esto evitará dañar los especímenes. Mientras cae el agua, se van sacando y lavando restos mayores de vegetación como hojas, flores y ramas. En seguida, el «concentrado» de insectos resultante se pasa a un frasco con alcohol etílico debidamente etiquetado. Se debe tratar la muestra con mucho cuidado pues una manipulación muy brusca puede dañar los ejemplares. Ya en el laboratorio, se pueden verter porciones de la muestra en una bandeja de color claro con agua y se seleccionan los insectos de interés pasándolos a un frasco con alcohol con su correspondiente etiqueta (véase la sección «Limpieza»).

Agitador de follaje

Con esta técnica se busca muestrear principalmente hormigas que se encuentran forrajeando en las ramas y hojas de plantas al alcance del investigador. El agitador de follaje consta de un colector y un palo. El colector es un lienzo o plástico resistente, blanco, sujeto en los extremos por dos varillas delgadas dispuestas en cruz, la tela no debe quedar muy tensa (Figura 6.2). La vegetación se golpea energicamente varias veces con una vara larga (Southwood 1978).

Se recomienda revisar el área previamente al golpeteo, a fin de evitar accidentes con un avispero o un animal venenoso. Los insectos deben recogerse inmediatamente con un aspirador o un pincel entrappedo en alcohol.

Trampa Malaise

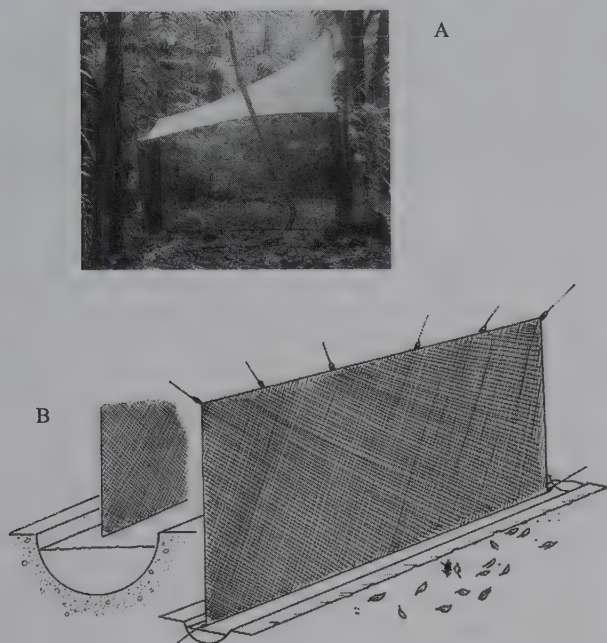
Por ser una trampa diseñada para capturar insectos voladores, es la más utilizada para hacer inventarios de los himenópteros presentes en un área; su éxito radica, además, en que opera día y noche requiriendo solamente cambio del frasco colector cada vez que se desee. No sobra advertir que se trata de un artefacto muy atractivo por su aspecto y material de fabricación y puede «desaparecer inesperadamente» de su vista. Este es, quizá, su mayor problema. Además, en algunos lugares su ubicación es difícil debido a la inclinación del terreno o a lo escarpado del mismo; en superficies rocosas, por ejemplo, es muy complicado mantener en pie la trampa. Otro factor que debe preverse es el de los vientos fuertes, cuando se está en zonas abiertas.

La trampa actúa como una barrera invisible; los insectos que van en vuelo se estrellan contra la red central y luego caminan sobre ella dirigiéndose hacia arriba, encontrando al final un frasco vacío invertido por el que permanecen caminando atrapados hasta que caen a otro frasco con alcohol unido al anterior (Figura 6.3). La trampa se monta como una carpa de acampar, cuidando que el frasco colector quede alto pero accesible para los recambios posteriores y que no haya espacios abiertos entre el suelo y la tela; cubrir estas salidas con hojarasca o material del mismo terreno puede ser una opción. La trampa debe tener a los lados un corredor de vegetación que dirija los insectos. Esta área despejada semejará dos conos, de al menos 20 metros de largo, que convergen en la trampa. En ocasiones es necesario «crear» este corredor mediante el despeje de la vegetación rastrera a lado y lado de la trampa.

Si bien se puede decir que la ubicación de la trampa Malaise es un arte y en algunos casos el resultado de la jornada cambia dramáticamente moviendo la trampa unos metros, existen algunos parámetros para tener mayor éxito. Se debe observar con detalle la estructura del bosque y tratar de ubicar la trampa en los corredores naturales, ojalá con algo de luz solar directa. Sitios abiertos formados por pequeñas quebradas, claros o caminos de animales silvestres son generalmente muy buenos. No obstante, algunas trampas presentan excelentes resultados si se las ubica al borde del bosque, justo donde comienza una zona abierta.

Una vez instalada, se llena el frasco inferior con alcohol etílico hasta dos terceras partes de su capacidad y se adiciona una etiqueta con los datos exactos de localidad y la fecha de inicio de la captura. El tiempo que permanece la trampa colectando especímenes sin recambio de alcohol puede

Figura 6.3 A. Trampa Malaise; B. Trampa de interceptación; en el detalle se muestra el recipiente colector sin el tapón, con la indicación del nivel del agua jabonosa.



variar, pero usualmente debe ser menor a 15 días. En el caso de zonas cálidas, o con alta riqueza de insectos, se recomienda hacer cambio del frasco colector cada 7 días pues el alcohol se evapora y sólo queda agua, lo que facilita la descomposición de los especímenes. De otro lado, si se piensa utilizar estas muestras para análisis de ADN, son fundamentales alcohol de concentración mayor a 90% y una recolección frecuente. Al recoger la muestra se recomienda introducir una segunda etiqueta en donde vaya la fecha de recolección. Para hacer estas etiquetas, los materiales sugeridos son papel de buena calidad y plumas de tinta china (rapidógrafos), o, en caso extremo, lápiz de mina blanda; nunca use marcadores de «tinta indeleble» pues estos se borran con el alcohol.

Cuando recoja la muestra, revise que el frasco colector quede bien limpio y use un pincel para retirar los insectos que queden adheridos. En algunas ocasiones la muestra puede ser muy grande y es necesario colocarla en más de una bolsa o frasco. En tal caso se sugiere colocar en cada uno una etiqueta con los mismos datos y al final un número romano (por ejemplo: I, II, III, IV, etc.) que indicará que se trata de partes de una misma muestra. Si va a continuar el muestreo en el mismo lugar, se debe verificar el estado de la trampa y hacer los arreglos del caso (no sobra tener hilo y aguja a mano); además, es frecuente tener que limpiar de telarañas la entrada del frasco colector.

Trampa de interceptación

Esta trampa es muy buena para captura de himenópteros de vuelo rápido. La idea es colocar una lámina de material transparente como vidrio o acetato atravesada en algún camino del bosque; bajo esta lámina se encuentra un recipiente con agua y un poco de jabón (Martin 1977, Figura 6.3). Este recipiente puede ser un tubo de polivinilo (de un color llamativo para el insecto, por ejemplo amarillo) cortado a la mitad con tapones en los extremos. El insecto en vuelo choca contra la lámina y cae al recipiente. Esta trampa debe ser revisada diariamente para pasar los insectos a un vial con alcohol. La ubicación de la trampa es un factor crítico y los sitios ideales son pequeños senderos o riachuelos dentro del bosque.

Bandeja amarilla

Como su nombre lo indica, es una bandeja poco profunda de color amarillo intenso a la que se adiciona agua hasta un centímetro de profundidad. Para cumplir esta función se pueden usar platos desechables. Al agua se le adiciona unas gotas de jabón líquido para romper la tensión superficial y evitar que los insectos escapen. Es una trampa muy útil para capturar himenópteros que vuelan bajo, particularmente parasítica, y eventualmente insectos ápteros. Esta trampa debe ser revisada diariamente para retirar los insectos y pasarlos a un frasco con alcohol. Los lugares idóneos para la ubicación de esta trampa son sitios planos con incidencia parcial de sol (Masner 1976). También se ha utilizado para recolección de abejas (Leong *et al.* 1995). Además, se pueden enterrar parcialmente de manera que su borde superior quede a la altura del suelo; este tipo de trampa funcionará como un híbrido entre trampa de caída y bandeja amarilla (Figura 6.4). Muchos investigadores suelen colocar trampas amarillas en la base de las trampas Malaise y de interceptación.

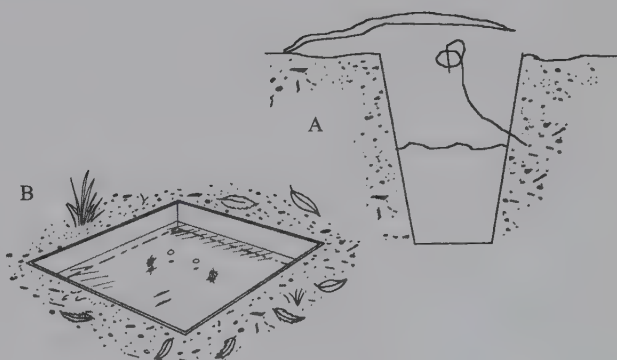


Figura 6.4 A. Bandeja amarilla semienterrada; B. Vista lateral de una trampa de caída con cebo y vegetación cubriéndola parcialmente.

Trampa de caída

En general, una trampa de caída es un recipiente de superficie interna lisa y casi perpendicular, lleno hasta la mitad con una mezcla compuesta de dos terceras partes de agua, unas gotas de jabón líquido y una tercera parte de alcohol etílico; la trampa se dispone enterrada a nivel del suelo de manera que los insectos que la merodean, caigan y queden atrapados (Figura 6.4). Los diseños y tamaños pueden variar, aunque los vasos plásticos desechables son bastante prácticos y baratos. La profundidad mínima de estos debe ser de 10 cm. Los vasos muy pequeños son difíciles de manejar y algunas especies simplemente no caen, mientras que los vasos grandes pueden retener animales grandes no deseados en el muestreo. La principal limitante de esta trampa se presenta cuando el terreno es difícil de excavar, como cantos rocosos o suelos con muchas raíces. El éxito de estas trampas descansa en su adecuado montaje, para lo cual se recomienda:

- Durante la excavación, perturbar lo menos posible el área circundante, esto incluye colocar el suelo extraído en un pequeño montón. El hoyo debe ser suficientemente profundo para que el borde de la trampa esté al nivel de la superficie del suelo. Rellene los bordes entre la trampa y el suelo con la misma tierra extraída del hoyo.
- Una vez enterrada la trampa, tenga varios puntos de contacto entre el vaso y el suelo por medio de palitos, rocas o pedazos de hoja, ubique la hojarasca en una disposición similar a la encontrada inicialmente y coloque una hoja grande que apenas tape el vaso sin tocarlo (Figura 6.4). Un palito atravesado que no toque los bordes de la trampa puede servir de soporte para la hoja que queda encima, pues ésta puede perder rigidez y terminar tapando la entrada o convirtiéndose en un puente de escape o de acceso al cebo.

Todas estas precauciones están dirigidas a simular el ambiente original, de suerte que los insectos transiten «normalmente» por allí. Áreas despejadas con suelo compactado a mano, no son muy apetecidas por animales que acostumbren patrullar entre la hojarasca. Bestelmeyer *et al.* (2000) recomiendan, cuando sea posible, dejar las trampas cerradas en el sitio por varios días antes de destaparlas y agregar el líquido preservante, esto con el fin de evitar el «efecto de excavación» el cual incrementa artificialmente el número de especies capturadas debido a la generación del nuevo hábitat.

Al enterrar una trampa es mejor usar siempre un vaso doble, de manera que al rellenar sus bordes todo el material caiga en el vaso interior. Este vaso se retira posteriormente dejando el vaso inferior limpio y bien enterrado, listo para aplicar el líquido de captura sin tener objetos dentro como

hojas o palitos; esto facilita, además, la posterior separación de muestras, pues el líquido estará más limpio.

Se puede colocar cebo en las trampas mediante un alambre delgado ensortijado en un extremo. El alambre se sujeta al vaso enterrándolo en la parte interna apenas encima del nivel del líquido. El ensortijado en el que va el cebo debe quedar centrado y a la altura del borde superior de la boca del vaso. El tipo de cebo colocado puede determinar el tipo de insectos capturados; una fuente de azúcar o una de proteína pueden usarse de manera estándar; en el primer caso se enreda al alambre un hisopo de algodón empapado con agua azucarada, en el segundo se ensartada en el alambre un trozo de salchicha; aunque pueden usarse otro tipo de carne, se sugiere ésta dada la facilidad para manejo y estandarización del tamaño del cebo. Recuerde que el tipo de cebo sesgará los resultados.

Se recomienda dejar señales o marcas notorias cerca de la trampa; un pedazo de cinta señalizadora o una banderola localizada a un metro de altura, encima de la trampa, son elementos apropiados para esto. Se puede gastar mucho tiempo buscando una trampa colocada hace dos días y cuando hablamos de muestreos con más de 100 trampas, puede ser difícil recordar donde está cada una. Además, ocurre que gastamos buen tiempo buscando una trampa que no aparece, simplemente por no buscar en el lugar correcto o por que algún animal se la ha llevado. Estas trampas se suelen dejar durante 48 horas; no obstante, si se presentan lluvias fuertes será necesario reducir el tiempo, de otro modo se rebosarán y se perderán los insectos.

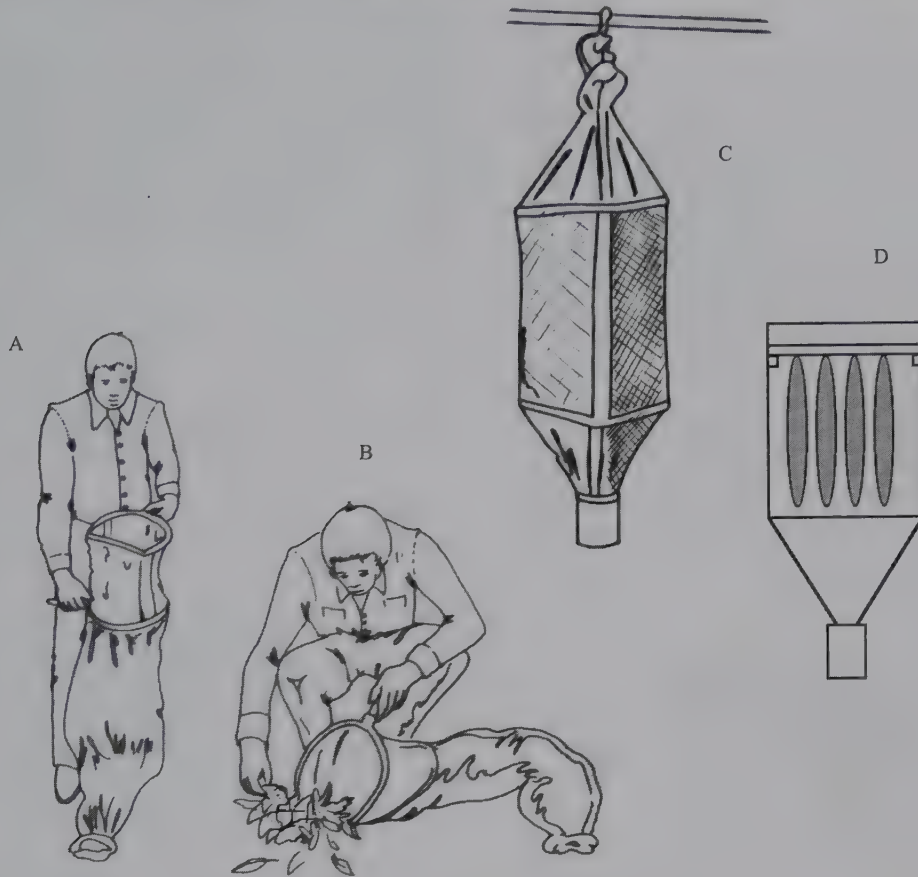
El traspaso de la muestra del vaso al vial debe hacerse con mucho cuidado, vigilando cada detalle, pues muchos «mugrecitos» que vemos pueden ser minúsculos animales de grupos poco estudiados. También ocurre que éstos quedan atrapados entre las patas de animales más grandes y sólo aparecen cuando hay un lavado juicioso de la trampa. En el sitio de captura se recomienda hacer un primer traspaso a un frasco suficientemente grande que facilite el lavado completo del vaso. Ya en un lugar adecuado y cómodo, se puede hacer una primera limpieza de la muestra para pasarla a un vial. La muestra de cada trampa se debe depositar en su propio vial, con la etiqueta adecuada, e inmersa en alcohol.

Trampa Winkler

Esta trampa está dirigida principalmente a capturar artrópodos del suelo y, en el caso de himenópteros, especialmente hormigas. No obstante, también se capturan otros grupos ápteros hipógeos y muy crípticos, que suelen ser escasos en capturas directas.

Puede decirse que la trampa Winkler es una modificación para campo de un embudo de Berlesse, pues opera con el mismo principio: colocar una muestra de suelo o de

Figura 6.5 A y B. Cernidor de hojarasca; C. Trampa Winkler montada para extracción; D. Diagrama de la estructura interna de la trampa.



hojarasca adentro y obligar a que los insectos caigan al frasco colector gracias a las adversas condiciones de sequía a que la muestra es sometida (Figura 6.5).

En el caso de los embudos de Berlesse, las muestras se pueden colocar en un embudo con o sin una fuente de luz en la parte superior. El bombillo acelerará el secado del suelo y la salida de los insectos. Por su parte, el frasco colector deberá tener alcohol etílico al 90% y una vez terminada la recolección, los especímenes se deben pasar a un frasco con alcohol limpio. La trampa requiere un cernidor de follaje para el procesamiento de las muestras (Figura 6.5)

La trampa Winkler se usa de la siguiente manera: rápidamente se coloca el suelo y la hojarasca en una bolsa plástica hermética grande para evitar que los animales huyan ante la perturbación. Una vez llena la bolsa o bolsas plásticas, se pasan pequeños montones por el cernidor agitando fuertemente para que caiga al frasco inferior la mayor cantidad posible de animales y hojarasca de tamaño pequeño, este frasco debe estar seco. El material cernido se pasa a las bolsitas de la Winkler. Las bolsitas llenas no deben tener más de 5 cm de ancho para así estimular la salida de ejemplares de la hojarasca.

Una vez las bolsitas se han llenado y colocado dentro de la trampa, ésta debe dejarse herméticamente cerrada en un lugar donde nadie la toque. No la exponga a la lluvia ni a la luz solar directa, sólo debe recibir luz solar parcialmente. El frasco inferior de la Winkler se deja lleno hasta una tercera parte con alcohol etílico al 75%. Pasados dos días y después de verificar que no caen más insectos de la trampa al frasco, traspase los insectos a un frasco más pequeño con alcohol, teniendo cuidado de no dejar «mugrecitos» en el frasco colector. Algunos autores recomiendan, al cabo de los dos días, agitar el contenido de las bolsitas Winkler para garantizar la salida de todos los animales (Bestelmeyer *et al.* 2000).

En este caso la definición de la unidad muestral puede variar. Algunos autores recomiendan que ésta corresponde a la cantidad de hojarasca presente en 1 m² de terreno en el bosque; no obstante, esta cantidad puede variar mucho de lugar a lugar, por lo que también se podría asumir como unidad muestral la cantidad de hojarasca filtrada necesaria para llenar las bolsitas de una Winkler. Una vez colocada la unidad muestral en la trampa, coloque la etiqueta con todos los datos; en ocasiones puede requerirse más de una Winkler para 1 m² de muestra, por lo que el etiquetado de cada una de ellas debe indicar claramente esta situación.

Trampa de luz

Las trampas de luz son bastante útiles para capturar himenópteros nocturnos, aunque vale anotar que no todos ellos son capturados con esta trampa y que grupos de parasitoides y aculeados diurnos también pueden ser atraídos. Si bien las trampas de luz ultravioleta son las más promocionadas, las trampas de vapores de mercurio de 175 vatios son mucho más eficientes. También pueden ser usadas fuentes de luz blanca o azul, de gran potencia. Estas trampas se pueden disponer sobre un trípode para fotografía cerca de una sábana blanca extendida (Figura 6.6).

La captura se facilita con un aspirador o unas pinzas. Los mejores momentos para hacerla, suelen ser dos horas después del atardecer y dos horas antes del amanecer; sin embargo, algunos estudios con lepidópteros muestran que diferentes faunas aparecen a lo largo de la noche, lo que podría significar que un muestreo completo de Hymenoptera debería hacerse toda la noche.

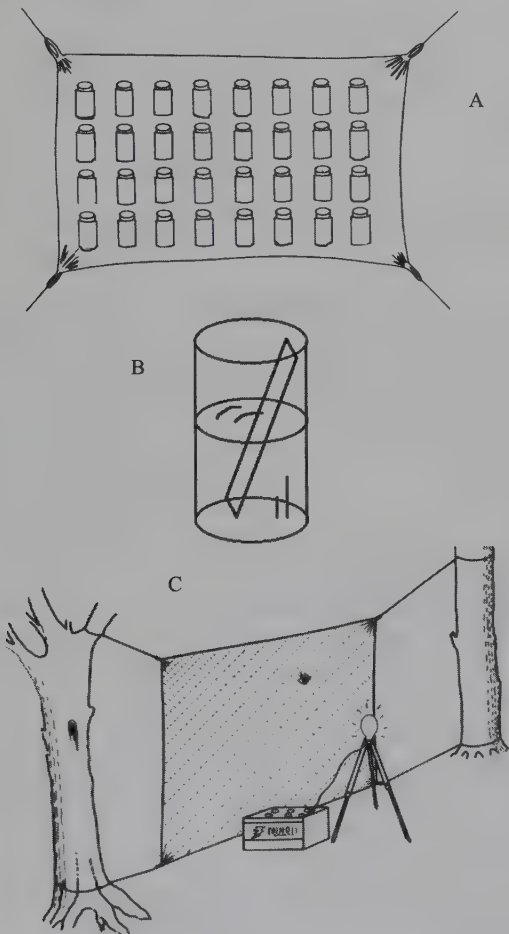


Figura 6.6 A. Trampa para abejas; B. Detalle de un frascito para la misma trampa, con una laminilla adaptada para evitar que las abejas caigan en el líquido; C. Trampa de luz.

Muestreo de vegetación del dosel

Si bien el dosel es una de las zonas más interesantes para el muestreo de la riqueza biológica de los bosques tropicales, las dificultades logísticas para su acceso la hacen una de las menos conocidas. Se pueden hacer muestreos con trampas Malaise adaptadas para ser izadas, trampas de caída suspendidas de cuerdas, cebos en viales y con aspersión de algún biocida (técnica llamada en inglés *fogging*, Erwin 1983).

Trampas especializadas

A continuación se describen métodos para captura de grupos específicos de Hymenoptera.

Trampa de cebo para hormigas

Se trata de pedazos de alimento colocados sobre un cuadrante de papel o un trozo plástico. Este cebo puede ser una fuente de proteína o de azúcar. Atún o un hisopo de algodón impregnado con agua azucarada, pueden cumplir esta función respectivamente. Se recomienda estandarizar el tamaño del cebo para facilitar la comparación de los datos. Este método se ve fuertemente influenciado por el tipo de cebo. De otra parte, las hormigas que se capturan con más frecuencia son especies generalistas o dominantes. La revisión continua de estos cebos revelará los cambios en la composición de las especies de hormigas que se acercan; Bestelmeyer y sus colaboradores (2000) sugieren dejar las trampas entre 60 y 90 minutos como lapso suficiente para registrar las especies dominantes. Para el uso de estas trampas en árboles, se puede colocar el cebo dentro de un vial pequeño con agujeros de varios tamaños y se sujeta a la rama mediante un alambre o cuerda. Brandão y Silvestre (en Bestelmeyer *et al.* 2000) indican que en el cerrado brasileiro son necesarias 1.800 trampas de cebo para capturar un 90% de la mirmecofauna que visita esta fuente de alimento. Para la recolección de las hormigas que llegan a la trampa se recomienda usar un aspirador (Bestelmeyer *et al.* 2000)

Trampas para abejas

Este aparato fue desarrollado por Brian Brown y Giar Ann Kung para captura de moscas de la familia Phoridae, las cuales son parasitoides de abejas y otros insectos sociales (Brown y Kung 2001); no obstante, se puede capturar con él un número significativo de especies de abejas, una buena

razón para incluirlo aquí. La trampa consta de una sábana de color claro de unos 50 por 30 cm con una serie de bolsillos pequeños y argollas en los cuatro extremos; en cada bolsillo se coloca un vial de 5-10 ml, parcialmente lleno con algún tipo de azúcar. Un palito o pedazo de lámina plástica dispuesto diagonalmente dentro del vial puede evitar que las abejas caigan al líquido (Figura 6.6). La trampa se suspende en un sitio relativamente soleado dentro del bosque. Dado que la abundancia de individuos de la abeja de la miel, *Apis mellifera* L., puede convertirse en un problema, Brown y Kung encontraron que miel diluida al 25 % sirve para atraer otras especies de abejas y reducir significativamente el número de *Apis* forrajeras. Se recomienda explorar la utilidad de distintas fuentes de azúcar y en distintas concentraciones; miel, azúcar morena, azúcar refinada y «panela» (= piloncillo) o extracto de caña pueden servir para empezar.

Las abejas se pueden capturar con un aspirador y se deben sacrificar en una cámara con vapores de cianuro o etil acetato. Como se comentó anteriormente, sólo se recomienda sacrificar estos especímenes en alcohol al 99% cuando se van a preservar para propósitos de extracción de ADN o para estudios moleculares en general. Al igual que los cebos para hormigas, estos cebos deben revisarse continuamente, en especial durante las primeras horas de colecta, pues con el tiempo las especies dominantes pueden desplazar otras especies de abejas.

Trampa de cebo para euglosinos

Las abejas de la subfamilia Euglossinae son utilizadas extensivamente en estudios de diversidad y conservación, dadas las facilidades para su captura (Silva y Rebêlo 2002). Estos insectos se ven fuertemente atraídos por varios tipos de cebos como cineol, metil salicilato, vainillin y eugenol. Se toma un hisopo de algodón o un pedazo de papel absorbente y se humedece con una cantidad definida de alguno de estos cebos, luego se cuelga en una rama a una altura de 1.5 m, aproximadamente, y se espera la llegada de las abejas en un lugar no muy visible para evitar perturbarlas; éstas son capturadas con una jama y luego sacrificadas en una cámara de vapores de cianuro, acetato de etilo o alcohol al 95%. Si va a utilizar varios tipos de cebos, colóquelos a buena distancia entre sí (por ejemplo 8 m) para evitar confusiones. Muchas abejas son específicas en cuanto al tipo de cebo que las atrae. Es conveniente almacenar las abejas capturadas en viales separados para cada tipo de cebo e indicar esto en la etiqueta. El manejo de estos cebos debe ser extremadamente cuidadoso pues el olor se impregna fácilmente a cualquier superficie y después es bastante difícil de retirar, con lo que el investigador puede convertirse en un «cebo andante».

Trampa para anidación de aculeados solitarios

Una técnica muy interesante para conocer los estadios del ciclo vital de muchas especies es el uso de trampas para anidación. Si bien no se pueden catalogar como trampas para muestreos rápidos, la cantidad de información generada es significativa; estadios inmaduros, morfología del macho y la hembra, tipos de presas, material de recubrimiento utilizado, parasitoides, son algunos de los datos que se pueden recolectar.

Son especialmente útiles para esfécidos, véspidos, algunos halictidos y otros grupos de abejas. El diseño básico consiste en un tubo con un extremo cerrado, elaborado en algún material liviano y fácil de cortar. Existen muchas variantes de estas trampas y su elección depende de los objetivos del trabajo y del tipo de insecto que se quiere capturar. En las fases iniciales del muestreo es bueno probar varios tipos de materiales con diversos diámetros. Estas trampas también se pueden hacer taladrando una pieza de madera con una broca del diámetro deseado y luego haciendo un corte sagital completo al bloque. Posteriormente se juntan estas dos mitades con un material resistente y ya está listo para colocar en el campo. Al retirar la trampa se pueden abrir sus dos partes y recuperar todo el material.

En general, estas trampas son colocadas en sitios poco húmedos y donde no llegue la lluvia. Se disponen horizontalmente con la parte abierta al mismo nivel del resto de la superficie. Después de la captura, se taponan la salida y se lleva al laboratorio donde se puede sacrificar al adulto y se examina el contenido abriendo el tubo a lo largo cuidadosamente. El taponamiento se debe hacer asegurando la presencia del adulto, por lo que se recomienda hacer la captura en las horas de la noche o a primera hora del amanecer. Materiales transparentes como plástico o caucho son bastante útiles, pero se sugiere recubrirlos para simular la oscuridad natural de estos hábitat. Este tipo de trampas pueden ser examinadas periódicamente para llevar registros de los cambios ocurridos.

Moldes de nidos hipógeos

Si se localiza la entrada de nidos hipógeos de esfécidos, halictidos, y otros grupos de himenópteros, estamos ante una increíble fuente de información sobre comportamiento, ciclo vital, parásitos, predadores y también para definir la correspondencia entre machos y hembras de una especie. Es por esto que nos vemos tentados a extraer el nido en su totalidad. Puede hacerse la excavación directa pero ésta no nos permite preservar las dimensiones y la forma del nido,

así como nos puede llevar a destruir especímenes. Por esto es mejor verter en el nido algún tipo de material líquido que solidifique fácilmente y entonces sí hacer la excavación cuidadosa.

Dos tipos de materiales parecen arrojar los mejores resultados: cera y yeso para dentistería. En el caso de la cera, se debe tener una buena fuente de calor a mano, por ejemplo una estufilla portátil o un mechero de buena calidad. Se calienta la cera hasta que esté completamente líquida, luego se vierte suavemente usando una jeringa de buena capacidad o un embudo en papel aluminio grueso que ajuste perfectamente a la entrada del nido; en ocasiones es posible simplemente verter la cera muy despacio. El éxito de esta operación radica en llegar lo más profundo posible. Una vez se solidificada la cera, se excava alrededor del molde.

Esta labor es muy similar a la ejecutada por los paleontólogos pues debe hacerse con extremo cuidado y paciencia a fin de obtener una pieza lo más completa posible. Si se encuentra que la cera no llegó a todas las partes del nido, coloque una pequeña pajita en el orificio para no perder la ruta mientras prepara nueva cera y repite el proceso.

Numere progresivamente cada pedazo del molde y asigne letras a las ramificaciones que vaya encontrando. Envuelva el molde en papel higiénico o algodón con su respectiva etiqueta y deposítelo en una caja dura para transportar al laboratorio. Simultáneamente, haga un esquema de las características del nido y un mapa de las partes para facilitar su reconstrucción.

Ya en el laboratorio, conviene hacer duplicados del molde del nido pues en ocasiones es necesario fundirlo para extraer los insectos y otros objetos que puedan permanecer dentro del nido. Para esto, elabore cajas en papel del tamaño de cada pieza del molde o del tamaño del molde mismo. Vierta yeso de dentistería fino en cada cajita procurando que quede plano y luego presione la pieza de cera contra el yeso de manera que quede parcialmente sumergida. Espere hasta que el yeso esté casi solidificado y retire con cuidado la pieza de cera. Repita este proceso con la otra mitad del molde y cuando esté bien solidificado, vierta cera nueva en los moldes, déjelos solidificar por completo y las partes. Repita este proceso con cada segmento del nido hasta completar todo el duplicado; junte las piezas siguiendo las características del molde original.

Una vez haya terminado este duplicado, puede fundir el original cuidadosamente para extraer los organismos. Se recomienda hacer esta labor colocando la pieza de cera en agua caliente, casi hirviendo, y esperar a que el molde fundido libere las muestras. No sobra recordar que este método no es conveniente cuando se presentan acumulaciones de polen. El material extraído de esta manera no estará en las mejores condiciones pero será suficientemente útil para estudios de identificación.

Recolección de larvas y huevos

Ocasionalmente encontramos larvas de lepidópteros caminando en sitios expuestos de la vegetación a plena luz del día. Si bien se puede tratar de una simple coincidencia o de una larva que está bien protegida de eventuales depredadores o parasitoides, también puede tratarse de larvas enfermas o parasitadas. Este último caso es ideal cuando el propósito es precisamente coleccionar parasitoides y recabar información sobre sus hospederos. El proceso es bastante sencillo: recoja varias ramas de la misma planta en la que encontró la larva, preferiblemente ramas que tengan una buena cantidad de hojas sanas y limpias. Enrolle un poco de algodón o papel higiénico húmedo alrededor de la base de la rama y colóquela dentro de una bolsa plástica transparente, limpia, hermética e inflada. No use aire de sus pulmones, abra bien la boca de la bolsa y agítela como si estuviera recogiendo agua. Meta la rama con la larva dentro de la bolsa y ciérrela con un alambre muy delgado plastificado como el que se usa para las líneas telefónicas (Figura 6.7). Si bien se debe dejar suficiente aire y espacio para la larva, también es importante que esté bien sellada pues de otro modo los parasitoides pueden escapar inadvertidamente.

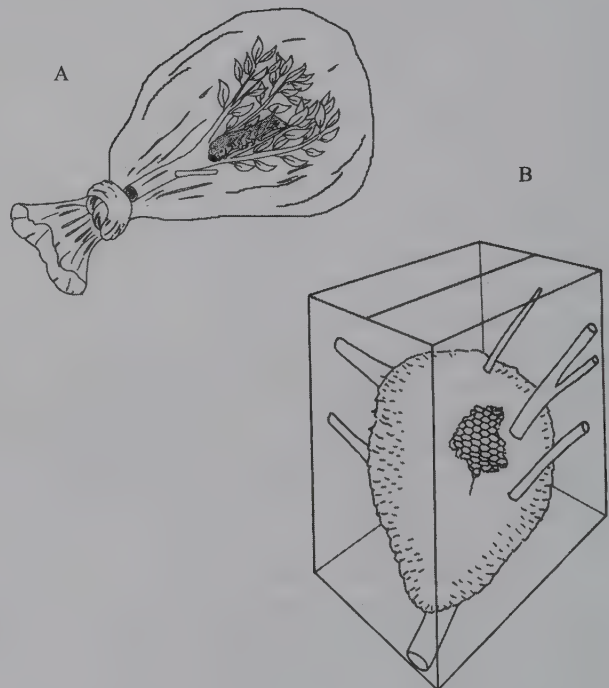


Figura 6.7 A. Bolsa plástica con una larva parasitada y alimento; B. Esquema de una caja para transporte o almacenaje de un nido, note que las ramas sirven de soporte.

Tome fotografías y haga cuidadosas descripciones de la larva a fin de facilitar la identificación posterior. Coloque la bolsa en un lugar fresco y nunca expuesto al sol. Revise diariamente la bolsa y esté atento a cambiar la rama por una con hojas frescas y limpias. Si la bolsa se ve muy sucia, cámbiela. La higiene es crítica por que la larva puede infectarse rápidamente y morir. Si la larva estaba enferma por acción de algún microorganismo, en las fases finales dejará de comer y se pondrá flácida hasta transformarse en una bolsa de líquido oscuro. Si tiene parasitoides, es posible que llegue a pupar antes de que estos sean visibles. Se puede advertir la presencia de parasitoides de varias maneras: a través del integumento de la larva se notará una serie de «ovillos» blanquecinos, o se observará la aparición de una serie de capullos blancos en la superficie de la larva; también puede ocurrir que la larva muera sin descomposición aparente y al cabo de un tiempo los parasitoides salgan haciendo hoyos en el integumento. Este último fenómeno también puede ocurrir con la pupa. Sacrifique los parasitoides y salve los remanentes de la larva para posterior identificación.

Un proceso similar se puede seguir con la captura de huevos adheridos sobre superficies de hojas. Almacénelos en viales transparentes no muy grandes. Se recomienda recortar la hoja al mínimo para que al secarse no se entorche sobre el huevo y haga difícil su observación. No enrolle algodón o papel absorbente en la base de la hoja. Los viales se pueden taponar con un poco de algodón. Suele ocurrir que los huevos parasitados se tornan de color muy oscuro. Dadas las dificultades que puede significar encontrar huevos de lepidópteros en el campo, y la cantidad de tiempo que esto requiere, varios autores recomiendan criar lepidópteros en el laboratorio y colocar sus huevos en el campo para que sirvan de trampas (Noyes y Valentine 1989).

Recolección de nidos de avispas y abejas sociales

Los nidos de los insectos sociales como avispas, abejas y hormigas representan una inmensa fuente de información pero su recolección es también una labor de cuidado y planeación. A continuación, se ofrecen algunas sugerencias para llevar a cabo una colecta exitosa.

Si piensa coleccionar nidos de insectos sociales, prepare el equipo necesario previamente; a veces sucede que, una vez en el campo, se improvisan muchas herramientas para extraer el nido, con lo que se obtienen resultados poco satisfactorios. Al final del capítulo se presenta una lista con las herramientas apropiadas para desarrollar esta actividad de una forma más eficiente.

Las siguientes recomendaciones generales son para nidos arbóreos expuestos de abejas, avispas y hormigas. No obstante, vale recordar que, en su momento, se destacarán las diferencias de procedimiento de acuerdo con la biología de cada grupo.

En el caso de nidos subterráneos o localizados en el interior de ramas de árboles, el trabajo es mucho más complicado y se requieren herramientas como machete, hacha, motosierra, barrena, pala y pica. Esta es una labor compleja y se recomienda llevarla a cabo al lado de personas conocedoras, a fin de extraer información biológicamente útil.

Una vez localizado el nido de interés, revise cuidadosamente las condiciones en que está, la superficie o partes de las que se sostiene, los accesos y las facilidades de trabajo. Trace un plan de acción claramente premeditado y espere a desarrollarlo en la noche o antes del amanecer, de este modo recolectará la mayor cantidad posible de adultos de la colonia. Use luces rojas que son de difícil localización para los insectos. Estas se pueden implementar fácilmente cubriendo las linternas con papel celofán rojo. Note que en el caso de hormigas, hay muchas especies que son igualmente activas de día o de noche. Es inconveniente usar linternas que se ajustan a la cabeza, para recolección de nidos de avispas o abejas, ya que estas fuentes de luz se convertirán en focos de atracción. Si ve que la especie en cuestión es muy defensiva y que puede ser riesgoso el trabajo, use ropa adecuada. Los trajes de apicultura son una buena opción.

Cuando se acerque al nido, realice movimientos bien definidos y lentos, y procure no presentarse repentinamente justo en la entrada donde las guardianas del nido se encuentran. Movimientos inesperados o ruidos fuertes son buenos desencadenadores de reacciones defensivas. En el caso de abejas y avispas, trate de taponar la entrada del nido con un material suficientemente sólido y flexible que se adhiera bien y que evite la salida de los insectos; un hisopo de algodón o de papel higiénico pueden servir. Recuerde que estos nidos suelen ser bastante frágiles. Una vez terminada esta fase, trabaje con celeridad y precisión. Si no puede hacer la colecta en la oscuridad, procure usar ropas de color claro que son menos atractivas durante un ataque. Algunos autores recomiendan aplicar insecticida en aerosol sobre el nido para evitar un ataque y capturar los adultos; si opta por esta estrategia, se recomienda colocar en el piso un plástico o sábana de color claro para recoger los adultos que caigan. Estos ejemplares deben lavarse en alcohol etílico para remover el insecticida.

Haga el corte de las ramas de donde se suspende el nido sujetando fuertemente por el lado próximo al nido, esto reducirá la vibración. Tijeras de jardinería o serruchos son indispensables en esta etapa. Durante los cortes, deje una buena porción de la rama, ésta le servirá de soporte

para colocar el nido en la caja de transporte y posteriormente en la caja de la colección en el museo. Deje la rama principal para lo último y haga el corte un poco más lejos que en los otros casos. Esta rama le servirá para manipular el nido.

En cuanto sea posible, meta el nido dentro de una bolsa plástica gruesa en perfectas condiciones, manéjelo de manera que la base de la rama siempre esté hacia abajo y el fondo de la bolsa hacia arriba, de este modo aquellos insectos que eventualmente se salgan del nido, se dirigirán al fondo. Introduzca una cámara de vapores de cianuro ó un hisopo de algodón grande impregnado con bastante acetato de etilo. Algunos investigadores usan dióxido de carbono que es menos peligroso de manejar, aunque requiere cargar un tanque. Para asegurar que todos los ejemplares han muerto deje el nido con el veneno por un buen tiempo (al menos 45 minutos). Una vez pasado este tiempo, abra bien la bolsa plástica, retire la cámara letal o el hisopo de algodón y espere hasta que todos los gases se difundan. No sobra indicar que esta parte del trabajo debe hacerse en un lugar abierto y bien ventilado. Cuando esté seguro de que todos los insectos han muerto, coloque la etiqueta con los datos de recolección y cierre la bolsa alrededor de la rama central con cinta o alambre blando, abra orificios en los sitios en los que se encuentre cada rama lateral y séllelos con cinta.

Guarde el nido dentro de una caja grande usando los extremos de las ramas como soportes (Figura 6.7). Esta es una etapa crítica pues dada la fragilidad de algunos nidos, no pocas veces llegan completamente destrozados. Se recomienda llevar láminas de cartón grandes y todo lo necesario para elaborar la caja al tamaño del nido. Haga orificios en los lugares adecuados para insertar las ramas y sujételas con cinta. La idea es que las ramas sirvan de soporte y que la cinta evite que éstas se deslicen de un lado para otro.

Ya en el laboratorio, abra la caja con cuidado y revise que no hayan emergido nuevos adultos; esto puede suceder y tendrá problemas si abre la bolsa repentinamente; retire la mayor cantidad de adultos rotando el nido y facilitando que estos caigan; tenga un frasco grande con alcohol y una etiqueta con indicaciones que conecten ejemplares y nidos. Haga lo mismo para otros tipos de insectos o artrópodos encontrados; puede tratarse de parasitoides, parásitos o comensales. Se recomienda colocar las larvas en alcohol etílico también. Si la colonia tiene un alto número de larvas, es necesario sacarlas para evitar que su descomposición sea un problema mayor. Esto se puede lograr manualmente, aunque también se puede secar el nido a pleno sol o cerca de un potente bombillo; algunos autores sugieren dejar el nido cerca de un hormiguero activo para que las hormigas hagan este trabajo.

Para almacenar los nidos se pueden usar las mismas cajas de cartón fabricadas para el transporte, o se pueden diseñar cajas en icopor. En cualquier caso, asegúrese de que las cajas tengan soportes para sostener las ramas de

manera que el nido nunca toque las paredes. Cerciórese también de que la caja cierre herméticamente y no olvide colocar naftalina dentro de ella. Coloque dos etiquetas, una adherida al nido y otra en el exterior de la caja. Desarrolle un sistema de datos para que los adultos montados en alfiler y demás muestras estén ligadas al nido respectivo.

Procesamiento de muestras

Una vez en el laboratorio, se pueden seguir diferentes estrategias para montar adecuadamente los ejemplares. La selección del método adecuado dependerá del tamaño del animal o de los objetivos del estudio. En general, se puede decir que si los animales se van a usar en estudios moleculares, deben permanecer en alcohol etílico al 95%; otras técnicas permiten montar los especímenes en seco y aún ser útiles para estudios con ADN; es el caso del tratamiento con HMDS. Especímenes pequeños se pueden montar en seco acudiendo a un tratamiento de secado, pero también se pueden montar en portaláminas. A continuación se describirán algunas de estas técnicas.

Antes de ello, huelga advertir que, si no se van procesar las muestras inmediatamente, se debe revisar que los viales estén bien sellados para evitar la evaporación del alcohol. Si el alcohol usado en campo es muy viejo, cámbielo.

Limpieza

Las muestras provenientes de trampas de caída, trampas Malaise y, en menor grado, las de las de trampas Winkler, requieren una significativa porción de tiempo para la limpieza. Como se planteó anteriormente, ésta debe hacerse con suficiente tiempo y sometiendo a una inspección rigurosa esos «mugrecitos» que pueden ser diminutos himenópteros de taxa poco capturados. Tres técnicas de limpieza se presentan aquí.

Mallas

Este método es especialmente útil para limpiar los insectos de escamas de lepidoptera, tan frecuentes en trampas Malaise. Se toma un poco de la muestra, se coloca sobre una malla de poro grueso (1 cm) y se lava suavemente dejando pasar todo el material a una bandeja profunda de color claro; se retiran de la malla y se lavan cuidadosamente los pedazos grandes de vegetación y se pasan los insectos grandes a un frasco con alcohol. Como se describió anteriormente en la «técnica de la bolsa plástica» para evitar destruir los ejemplares, use un chorro de agua suave como el

que producen las regaderas de jardinería. El material que pasa a la bandeja se coloca en otra malla de poro más fino y se repite el proceso. Por último, se pasa la muestra por una malla de poro muy fino o un pedazo de tela para filtrar el agua y retirar con cuidado los insectos más pequeños como los microhymenoptera.

Extracción en bandeja

Esta técnica es muy útil para muestras provenientes de bandejas amarillas y trampas de caída. En un sitio bien iluminado sumerja parcialmente una cantidad de muestra en un extremo de una bandeja panda de color claro con agua y una gota de jabón; dispérsela gradual y ampliamente hacia el otro extremo con la ayuda de unas pinzas o un pincel y mientras localiza y recoge todos los insectos de interés. Si puede marcar con cuadrícula la superficie de la bandeja, esto ayudará mucho a sistematizar la búsqueda. Recuerde agitar cuidadosamente todas las piedritas y palitos que encuentre. Pase los insectos a un vial con alcohol limpio, con las correspondientes etiquetas.

Extracción en agua salada

Lattke (2002) describe el método así: se tibia agua en un vaso de precipitados sin que llegue a estar muy caliente, se agrega sal poco a poco hasta el punto en que no sea posible disolver más; transfiera la muestra a un frasco graduado de no más 4 cm de diámetro y saque el alcohol; adicione la solución salina al tubo, tápela e inviértala suavemente varias veces. Los restos de material inorgánico se precipitarán mientras que el material orgánico flotará. Golpee suavemente el tubo para separar materiales adheridos a algunos organismos y a burbujas. Deje el tubo quieto por unos 15 segundos y luego retire rápidamente el material flotante usando una malla rígida. Lave el material con alcohol. Repita este proceso dos o tres veces lavando con alcohol cada vez. Coloque el filtrado en una caja de petri con alcohol y separe los insectos del resto de material orgánico. Revise el precipitado pues insectos grandes pueden encontrarse allí.

Montaje

Si los especímenes coleccionados se han guardado en seco, deben relajarse antes de ser montados en el alfiler. La mejor manera de inducir esta relajación es colocarlos en una cámara húmeda por uno o dos días. Se trata de un recipiente hermético en cuya base hay varias capas de papel absorbente o una esponja saturados con agua y con naftalina finamente

molida espolvoreada sobre la superficie. Esto último con el fin de evitar el crecimiento de hongos. Si el material ha sido sacrificado en alcohol se puede iniciar su montaje directamente. Recuerde que al guardar en seco especímenes muy pequeños estos pueden ser muy frágiles y se requiere ser muy cuidadoso en su manejo. Por otra parte, sus partes pueden colapsar, por lo que será necesario rehidratarlos y tratar de arreglar este problema antes de su montaje.

Si el material ha sido sacrificado en alcohol hay dos alternativas cuya elección depende del tamaño del animal: si el insecto es grande (más de 6 mm) se puede iniciar su montaje directamente o se pasa por algún tratamiento de secado como HMDS; si el insecto es pequeño, se puede montar después de pasarlo por tratamiento de secado, o se monta en lámina para microscopio. En todas estas técnicas se trata de evitar la desintegración de los especímenes pequeños cuando se secan. Anteriormente se usó la técnica del secado en punto crítico, destinada a la preparación de especímenes para fotografía con microscopio electrónico de barrido (conocido en inglés como SEM). No obstante, esta estrategia requiere equipo especializado y se ha reemplazado por otras técnicas más económicas y rápidas, por esta razón no se presenta aquí.

Secado

Secado con aire o congelación

El método descrito por Taylor (1993) es el siguiente: los especímenes se colocan en etanol absoluto por una hora y luego se pasan a un recipiente muy pando, como un vidrio de reloj, cubierto con un papel absorbente para materiales finos. Se deja el vidrio de reloj al aire o se coloca en un congelador con sistema antiesscarcha («no frost») por tres días. Ya secos, los ejemplares se pueden retirar teniendo cuidado de no desprender las alas que pueden quedar pegadas al vidrio o al papel absorbente.

Secado con acetona

Van Noort (1995) describe este método así: se coloca el espécimen en etanol al 99% y luego se monta en el alfiler con la posición final deseada; si el montaje es en triángulo, pegante e insecto deben estar suficientemente secos antes de su colocación en la cámara. Luego se pasa a una cámara con vapores de acetona; ésta tiene el mismo diseño de la cámara húmeda descrita previamente pero lleva acetona en vez de agua y naftalina. El recipiente y la espuma en la que se insertará el insecto montado deben ser resistentes a la acetona.

Se deja el espécimen por un mínimo de tres horas en la cámara de vapores de acetona y luego se colocan por al menos media hora cerca de una fuente de calor como un bombillo de 60 vatios. Esto permitirá que la acetona se evapore y mantendrá el espécimen en perfectas condiciones. Todo este procedimiento debe ser realizado dentro de una cámara de extracción de vapores.

Secado con HMDS

Esta técnica tiene como ventaja que, aunque el material permanece seco, es apto por mucho tiempo para extracción de ADN (Brown 1996). Se coloca el espécimen en alcohol etílico al 100% y luego se sumerge en viales pequeños con HMDS (Hexametildisilazano) por media hora, se reemplaza el HMDS una vez y se deja otra media hora. Luego se vierte el HMDS con los especímenes en una caja de Petri y se deja evaporar el HMDS completamente. Esta última etapa debe hacerse en una cámara de extracción de gases pues el HMDS es bastante tóxico. Si se trabaja con mas de 50 especímenes al tiempo, se recomienda sumergir las muestras en HMDS fresco por media hora más. No sobra repetir que El HMDS es muy tóxico; no se debe permitir su contacto con la piel y se debe trabajar siempre en una cámara de extracción de gases para evitar su inhalación.

Montaje

Montaje en triángulo

El insecto se puede montar directamente en el alfiler o se puede montar en triángulo. Para ver las características del montaje directo con el alfiler, se puede consultar cualquier libro básico de entomología como Borror *et al.* (1989). Dado el tamaño de la mayoría de himenópteros, se recomienda tener el montaje en triángulo como primera opción.

Se trata de un triángulo de papel duro como Canson, o Bond de grueso calibre, pH neutro de no más de 10 mm de largo por 2 mm de diámetro, que va insertado por su base a un alfiler. El insecto va sujeto por su costado derecho contactando solamente la mesopleura, con una pequeñísima cantidad de pegante soluble en agua, como por ejemplo pegante escolar; este es generalmente de color blanco y tiene como base química un tipo de polivinilo (comercialmente tiene nombres como Colbón, Pega, o Elmer's glue). Otro pegante que da muy buenos resultados es la gelatina «Shellac» (ver sección de reactivos).

Las siguientes recomendaciones acerca de la posición más adecuada para el espécimen se derivan del excelente documento de Lattke (2000). Se saca el insecto del alcohol

o de la cámara húmeda y se le extienden las patas hacia abajo sujetándolo un tiempo sobre un papel absorbente para extraer el alcohol excedente; se deja secar en esta posición un tiempo más, se pega al triángulo y se deja secar. Si el animal es un poco grande, se puede doblar la punta del triángulo unos 90 grados para aumentar la superficie de contacto. Recuerde aplicar muy poco pegante para no untar otras partes del animal. Sostenga el ejemplar hasta que seque. Las patas hacia abajo facilitarán la observación de estructuras y la determinación. Inserte el alfiler en la base del triángulo hasta la altura apropiada para manipulación del alfiler y para la colocación de las etiquetas; haga esto sobre un pedazo de madera que tenga un pequeño agujero, así evitará que el triángulo se doble o deforme. También puede hacer este proceso en triángulos previamente insertados en los alfileres. En este caso se puede usar un montículo de plastilina para insertar el alfiler y moverlo hasta la posición exacta en la que toque el insecto; la maleabilidad de este material permite un secado firme del pegante sin tener que sujetar directamente el insecto y el alfiler todo el tiempo. Si hay partes rotas como antenas o patas, péguelas a un triángulo adicional en el mismo alfiler donde está el animal.

Montaje en lámina para microscopio

Se recomienda montar himenoptera de menos de 1.5 mm en lámina para microscopio. El procedimiento del montaje mismo es relativamente sencillo: se coloca el insecto en unas gotas del líquido preservante sobre el portaobjeto o lámina y se coloca el cubreobjeto suavemente. Se puede deslizar el cubreobjeto de manera que el insecto gire hasta lograr que adopte la posición deseada. Hay varios tipos de líquidos para montaje como bálsamo de Canadá, Permout y solución de Hoyer y gelatina de glicerina. Si bien el bálsamo de Canadá no se deteriora y facilita mucho la observación, requiere deshidratación completa del espécimen, pasándolo por viales con etanol con una progresiva concentración hasta dejar el insecto en etanol absoluto. El medio de Hoyer y la gelatina de glicerina no requieren deshidratación del insecto pero no son permanentes y el portaobjetos debe sellarse en los bordes con pintura duco, Glyphal o, en caso extremo, con pintura para uñas transparente. La etiqueta debe colocarse en los costados del portaobjetos.

Montaje de larvas

Para evitar que las larvas colapsen, la mejor manera de preservarlas es así: sacrifíquelas en agua hirviendo o con soluciones Dietrich's o KAAD y luego páselas a etanol al 70%; de esta manera, el exoesqueleto permanecerá turgente

y será fácil la determinación o descripción. Esos ejemplares se pueden mantener indefinidamente en alcohol. En el caso de especímenes colectados en nidos es conveniente establecer un sistema de identificación que indique qué larva pertenece a qué nido.

Etiquetado

Las etiquetas, generalmente de 20 por 10 mm para montaje en alfiler, se elaboran en papel grueso libre de ácido. Dada la degradación que sufren los papeles usados regularmente, esta precaución es cada vez más importante en el montaje profesional de insectos, pues muchas colecciones están perdiendo los valiosos datos, y la duplicación o recuperación de la información de etiquetas antiguas implica una gran inversión de tiempo y recursos. La mejor tinta a usar es la tinta india, o tinta china; también son útiles las etiquetas impresas en láser. El alfiler se inserta cerca del costado derecho de la etiqueta, de manera que ésta también sirva de protección para el espécimen (Figura 6.8).

La información de las etiquetas debe seguir dos principios: claridad y precisión. Consignada con letra legible, la etiqueta debe responder a dos preguntas básicas: dónde y cuando. Los datos geopolíticos de la localidad deben disponerse jerárquicamente (País, departamento o estado, municipio y sitio), luego la altitud, y si es posible, las coordenadas geográficas bajo el sistema internacional Mercator. Vale anotar que si bien las coordenadas suplantán con mayor precisión toda la información geopolítica, es bueno conservar ésta última, pues resulta más familiar a los investigadores y sirve para controlar la veracidad de los datos numéricos. Al transcribir cifras es muy fácil cometer un error de digitación y el insecto puede terminar con datos

de captura 100 km al norte de donde realmente se encontró. Para los datos de fecha se recomienda usar el sistema francés de referencia: día en números, mes con las tres primeras letras y el año completo (por ejemplo: 1 may 1968). Es muy frecuente la escritura del mes en números romanos o arábigos, pero esto puede dar lugar a confusión, sobretodo cuando las etiquetas se escriben a mano. No son pocos los ejemplos de etiquetas con datos de fecha dudosos. El nombre del colector es otro dato que va al final y puede ir acompañado del número de colección del investigador. Una segunda etiqueta puede adicionarse con datos de las características del hábitat y el método de captura.

Equipo de campo

A continuación se presenta un listado de material de campo sugerido. Este listado incluye los materiales para todas las técnicas descritas por lo que deben escogerse los equipos necesarios para cada tipo de recolección:

- Libreta de campo
- Rapidógrafos 0.3 y 0.2
- Tinta china
- Lápiz (mina blanda B)
- Tajalápiz-borrador
- Pinzas de punta plana y lisa
- Reloj cronómetro
- Navaja o cortador de papel
- Cinta de enmascarar ancha
- Regla
- Cajas plásticas resistentes y herméticas
- Cámara fotográfica con lente macro
- Papel Canson o Dúrex blanco (libre de ácido)
- Rollos de cuerda plástica de color vivo (amarillo, naranja o rojo)
- Cinta de enmascarar
- Marcador de tinta indeleble
- Alfileres entomológicos
- Cebos (salchicha, azúcar, etc.)
- Naftalina
- Pinceles delgados de pelo fino
- Etanol 75% y absoluto
- Trampas
- Bolsas y viales con cierre hermético
- Bandejas plásticas de color claro
- Pala de jardinería
- Tijeras de jardinería
- Serrucho
- Alambre maleable
- Botella hermética para agua
- Jabón líquido o shampoo
- Algodón
- Geoposicionador

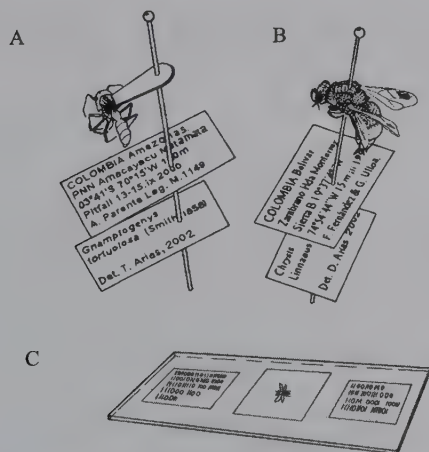


Figura 6.8 A. Insecto montado en triángulo; B. Montaje tradicional.; C. Montaje en lámina para microscopio.

Fórmulas para preparación de preservantes

Para fijación y almacenamiento

Solución Dietrich o Kahle

Sumerja los insectos en este líquido por 24 horas y luego páselos a alcohol:

95% etanol	15	partes
Formalina 40%	6	partes
Ácido acético glacial	2	partes
Agua destilada	30	partes

Etanol o etil alcohol

Es un preservante general. Se debe usar con una concentración mínima de 75% para mantener los especímenes en óptimas condiciones. Para estudios moleculares es necesario usar alcohol al 95% como concentración mínima.

Glicerina

Sirve para almacenamiento de ejemplares y especialmente para genitalias.

Solución de Peterson o KAAD

Sumerja los insectos en este líquido por 24 horas y luego páselos a alcohol:

Kerosene	1	parte
EtOH	10	partes
Acido acético glacial	2	partes
Dioxane	1	parte (opcional)
Use menor cantidad de kerosene para larvas blandas		

Solución de Pampel

Preserva muy bien los órganos internos sin decolorar o hacer frágil los especímenes:

Acido acético glacial	4	partes
Formaldehido 40%	6	partes
Agua destilada	30	partes
Etanol	15	partes

Gelatina Shellac

Es un excelente pegante para montaje en triángulo. Su preparación es como sigue: se hierven 150 cm³ de shellac blanco por 20 minutos, luego se adicionan 10 cm³ de alcohol etílico al 70% y se deja hervir la mezcla por 5 minutos más. Se enfría rápidamente llenando viales pequeños con el shellac, sellándolos y colocándolos en agua fría. Una vez frío, el gel tendrá una consistencia gelatinosa. El shellac es comercialmente utilizado para sellado de maderas durante el proceso de pintado. Lograr la consistencia adecuada requiere práctica, por lo que se debe intentar varias veces hasta lograr los resultados esperados.

Soluciones para montaje en lámina

Balsamo de Canada

Este bálsamo se consigue comercialmente. Los especímenes deben colocarse primero por un tiempo en Xileno o aceite de clavo antes de ser colocados en el Bálsamo de Canadá. Las láminas se deben dejar secar por varios días a temperatura ambiente.

Diafane

Se usa con especímenes provenientes de etanol absoluto. Puede aclarar ciertas partes del insecto.

Medio de Hoyer

Este medio es ampliamente utilizado por los acarólogos, aunque recientemente algunos autores reportan problemas para conseguir la goma arábiga y comentan que la versión en polvo no es útil. Los especímenes se pueden transferir a este medio si han estado en etanol o en lactofenol.

Una vez colocado el espécimen en la posición deseada y con su cubreobjeto, se deja secar en horno a muy baja temperatura. Es necesario rodear los bordes de la lámina con algún sellante como se describió anteriormente. El problema de este medio es que se puede cristalizar con el tiempo con lo que requiere montar los especímenes de nuevo.

Gelatina de Glicerina

Se usa con especímenes guardados en glicerina, garantizando que se ha reemplazado completamente el etanol o el agua de éstos. Debe usarse gelatina incolora. Se prepara

gelatina y a continuación se funde sobre la lámina con el insecto; luego se sella la lámina con pegantes como los usados para el medio de Hoyer. La mayor desventaja de esta técnica es la baja refracción de la gelatina.

Agradecimientos

El autor agradece los comentarios y sugerencias de Michael Sharkey, Brian Brown, John Lattke y Claudia Martínez. Esta publicación se realizó con el apoyo económico de la NSF DEB 9972024 y 0205982 a nombre de Michael Sharkey y Brian Brown.

Literatura citada

- Aguiar, A. P. y A. Sharkov. 1997. Blue pan traps as a potential method for collecting Stephanidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 6(2): 422-423.
- Bestelmeyer, B., D. Agosti, L. Alonso, C. Brandão, W. Brown, J. Delabie y R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants, pp. 122-144, en: Agosti, D., J. Majer, L. Alonso y T. Schultz (eds.). *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Borror, D., C. Triplehorn y N. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects*. Saunders, Fort Worth.
- Brown, B. 1996. A further chemical alternative to critical-point-drying for preparing small (or large) flies. *Sphecos* 30:26.
- Brown, B. y G. Kung. 2001. Beginning to study the bee-killing flies, the parasitoid genus *Melaloncha* Brue. *Phorid News* 9 (URL: <http://www.nhm.org/research/entomology/phorids/pnews9.html>).
- Erwin, T. 1983. Beetles and other arthropods of tropical rain forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging, pp. 59-79, en: Sutton, S., C. Whitmore y A. Chadwick (eds.). *Ecology and management of tropical rain forest*. Blackwell, Oxford.
- Kirk, W. D. J. 1984. Ecologically selective coloured traps. *Ecological Entomology* 9:35-41.
- Lattke, J. 2000. Specimen processing, pp. 155-171, en: Agosti, D., J. Majer, L. Alonso y T. Schultz (eds.). *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian, Washington.
- Leong, J. M. y R. W. Thorp. 1995. Pan traps and oligolectic bees: an alternative sampling method using the color preferences of specialist bee pollinators, p.17, en: *Abstracts of papers and posters. International Society of Hymenopterists Third Annual Conference*. August 12-17th. University of California, Davis, CA.
- Martin, J. 1977. *The insects and arachnids of Canada. Part 1. Collecting, preparing and preserving insects, mites, and spiders*. Agriculture Canada, Ottawa.
- Masner, L. 1976. Yellow pan traps (Moericke traps, Assiettes jaunes). *Proctos* 2(2):2.
- Noyes, J. y E. Valentine. 1989. Mymaridae (Insecta: Hymenoptera). *Fauna of New Zealand* 17:1-100.
- Silva, F. y J. Rebêlo. 2002. Population dynamics of euglossinae bees (Hymenoptera: Apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhão, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 62(1):15-23.
- Southwood, T. 1978. *Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations*. Chapman and Hall, London.
- Taylor, T. 1993. Drying methods for insects from alcohol. *Chalcid Forum* 16:10.
- Van Noort, S. 1995. A simple yet effective method for drying alcohol preserved specimens. *Chalcid Forum* 18:3-4.

Biogeografía neotropical

J. J. Morrone

Introducción

Durante los siglos XIX y XX hubo numerosos intentos por sistematizar la biota de la Región Neotropical en subregiones, provincias y distritos biogeográficos (Martens y Galeotti 1842; Sclater 1858; Grisebach 1876; Fournier 1876; Wallace 1876; Hemsley 1887; Ramírez 1899; Sclater y Sclater 1899; Shannon 1927; Mello-Leitão 1935, 1938, 1939, 1943; Cabrera y Yepes 1940; Smith 1941; Dice 1943; Stuart 1964; Rapoport 1968; Fittkau 1969; Kuschel 1969; Sick 1969; Cabrera y Willink 1973; Müller 1973; Ringuelet 1975; Rzedowski 1978; Rivas-Martínez y Tovar 1983; Casas-Andreu y Reyna-Trujillo 1990; Ferrusquía-Villafranca 1990; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1990; Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990; Rivas-Martínez y Navarro 1994). Aunque estos esquemas diferían en los criterios empleados para delimitar las áreas —por ejemplo geográficos, paleontológicos, zoogeográficos o fitogeográficos— los diferentes autores por lo general reconocieron implícitamente que las unidades propuestas representaban entidades históricas. A partir del desarrollo

de la panbiogeografía (Croizat 1958, 1960, 1964) y la biogeografía cladística (Croizat *et al.* 1974; Nelson y Platnick 1981; Humphries y Parenti 1999), varios análisis han mostrado que en muchos casos las unidades biogeográficas reconocidas en ellos no representan unidades naturales (Crisci *et al.* 1991; Amorim y Tozoni 1994; Craw *et al.* 1999; Morrone 1999, 2002; Morrone *et al.* 1999).

La Región Neotropical comprende básicamente los trópicos americanos, desde el sur de México hasta el centro de Argentina (Rapoport 1968; Fittkau 1969; Morrone 1996, 1999, 2001, 2002, 2004). Limita al norte con la zona de transición mexicana, que la separa de la Región Neártica, y al sur con la zona de transición sudamericana, que la separa de la Región Andina (Morrone 2004). Recientemente, propuse un esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe, el cual se basa fundamentalmente en análisis panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos (Morrone 2001, 2004). Mi objetivo es presentar dicho esquema biogeográfico de la Región Neotropical, junto con las porciones correspondientes a América Latina de las zonas de transición mexicana y sudamericana, y de las regiones Neártica y Andina (Figura 7.1).

Región Neotropical

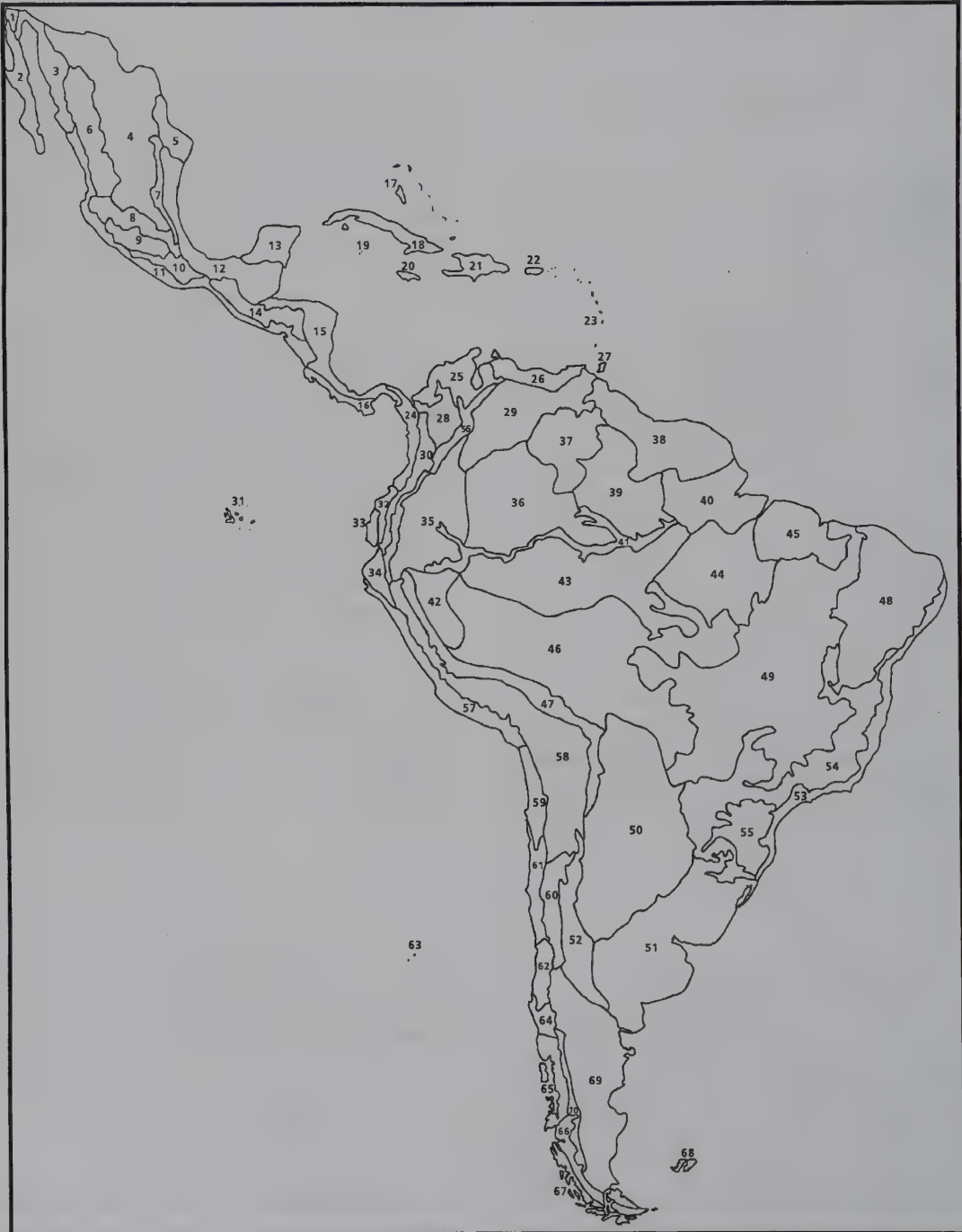
La Región Neotropical integra el reino Holotropical, junto con las regiones Afrotropical o Etiópica, Oriental y Australiana Tropical (Morrone 1996, 1999). Su relación con la Región Afrotropical, evidenciada por varios trazos generalizados, es particularmente estrecha (Craw *et al.* 1999). Existen evidencias de que la biota que actualmente habita la Región Neotropical se expandió más hacia el sur en tiempos

precuaternarios (Ringuelet 1961; Morrone y Lopretto 1994). La subregión neotropical comprende, a su vez, cuatro subregiones: caribeña, amazónica, chaqueña y paranaense.

Subregión caribeña

Es la más septentrional de la región, limitando al norte con la zona de transición mexicana, que la separa de la

Figura 7.1 Provincias biogeográficas de América Latina y el Caribe: 1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano Mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Sierra Madre Occidental; 7. Sierra Madre Oriental; 8. Eje Volcánico Transmexicano; 9. Depresión del Balsas; 10. Sierra Madre del Sur; 11. Costa Pacífica Mexicana; 12. Golfo de México; 13. Península de Yucatán; 14. Chiapas; 15. Oriente de América Central; 16. Occidente del Istmo de Panamá; 17. Bahamas; 18. Cuba; 19. Islas Caimán; 20. Jamaica; 21. La Española; 22. Puerto Rico; 23. Antillas Menores; 24. Chocó; 25. Maracaibo; 26. Costa Venezolana; 27. Trinidad y Tobago; 28. Magdalena; 29. Llanos Venezolanos; 30. Cauca; 31. Islas Galápagos; 32. Occidente de Ecuador; 33. Ecuador Árido; 34. Tumbes-Piura; 35. Napo; 36. Imeri; 37. Guyana; 38. Guyana Húmeda; 39. Roraima; 40. Amapá; 41. Varzea; 42. Ucayali; 43. Madeira; 44. Tapajós-Xingú; 45. Pará; 46. Pantanal; 47. Yungas; 48. Caatinga; 49. Cerrado; 50. Chaco; 51. Pampa; 52. Monte; 53. Bosque Atlántico Brasileño; 54. Bosque Paranaense; 55. Bosque de *Araucaria angustifolia*; 56. Páramo Norandino; 57. Desierto Costero; 58. Puna; 59. Atacama; 60. Prepuna; 61. Coquimbo; 62. Santiago; 63. Islas Juan Fernández; 64. Maule; 65. Bosque Valdiviano; 66. Bosque Magallánico; 67. Páramo Magallánico; 68. Islas Malvinas; 69. Patagonia Central; 70. Patagonia Subandina.



Región Neártica. Se extiende por el sur de México, Mesoamérica, las Antillas, y el noroeste de Sudamérica, en Ecuador, Colombia, Venezuela, Trinidad y Tobago, y las Islas Galápagos.

La subregión caribeña posee una historia geobiótica extremadamente compleja (Rosen 1976, 1985; Pregill 1981; Hedges 1982; Guyer y Savage 1986; Donnelly 1988; Thomas 1993; Ortega *et al.* 1994; Giunta *et al.* 1996; Craw *et al.* 1999). Ello se refleja en las relaciones múltiples con otras áreas neotropicales, con la zona de transición mexicana, con la Región Neártica y con los trópicos del Viejo Mundo (Cabrera y Willink 1973; Rosen 1976; Savage 1982). Un análisis biogeográfico cladístico basado en primates e insectos (Amorim y Pires 1996) y un análisis de parsimonia de endemismos basado en anuros (Ron 2000) demuestran que la subregión caribeña es el área hermana de las restantes subregiones neotropicales.

Reconozco 24 provincias en la subregión caribeña. La provincia de la Costa Pacífica mexicana es una franja angosta en la costa pacífica de México (estados de Sinaloa, Nayarit, Colima, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas), El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Guatemala; también se asigna a esta provincia el archipiélago de las Islas Revillagigedo, situado a 350 Km del continente. La provincia del Golfo de México ocupa la costa del Golfo de México, en el este de México (estados de Veracruz, Tabasco, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Oaxaca, Chiapas y Campeche), Belice y el norte de Guatemala. La provincia de la Península de Yucatán ocupa la península de Yucatán, en los estados mexicanos de Campeche, Yucatán y Quintana Roo, por debajo de los 200 m de altitud. La provincia de Chiapas se halla en el sur de México, Guatemala y Nicaragua; básicamente corresponde a la Sierra Madre de Chiapas, desde los 500 a los 2.000 m de altitud. La provincia del Oriente de América Central ocupa el este de América Central, desde Guatemala hasta Panamá. La provincia del Occidente del Istmo de Panamá ocupa el oeste de América Central, desde Costa Rica hasta el oeste de Panamá. La provincia de las Bahamas comprende el archipiélago de las Bahamas. Las provincias de Cuba, Jamaica, La Española y Puerto Rico ocupan las islas homónimas, respectivamente. La provincia de las Islas Caimán comprende el archipiélago que incluye las islas Grand Cayman, Little Cayman y Cayman Brac. La provincia de las Antillas Menores se extiende por los archipiélagos de las Antillas Menores (Antigua, Barbados, Barbuda, Desirade, Dominica, Grenada, Guadeloupe, Marie Galante, Martinique, Montserrat, Nevis y Saba) y de las Islas Vírgenes (Anegada, Culebra, St. Croix, St. John, St. Thomas, Tortola, Vieques y Virgin Gorda). La provincia del Chocó se extiende por la costa pacífica del norte de Ecuador, Colombia y Panamá. La provincia de Maracaibo

se encuentra en el norte de Colombia y noroeste de Venezuela. La provincia de la Costa Venezolana se halla en el norte de Venezuela y Colombia, incluyendo también las islas de Aruba, Curaçao y Bonaire. La provincia de Trinidad y Tobago ocupa las islas de Trinidad y Tobago. La provincia del Magdalena se encuentra en el oeste de Venezuela y noreste de Colombia. La provincia de los Llanos Venezolanos ocupa los llanos de gran parte de Venezuela y noreste de Colombia. La provincia del Cauca se halla en Colombia y Ecuador. La provincia de las Islas Galápagos se extiende por el archipiélago de Colón, en el Océano Pacífico, 950 Km al oeste de la costa ecuatoriana. La provincia del Occidente de Ecuador se extiende por el oeste de Ecuador y sudoeste de Colombia. La provincia del Ecuador Árido se halla en el oeste de Ecuador. La provincia de Tumbes-Piura se encuentra en el sur de Ecuador y norte de Perú.

Subregión amazónica

Es la de mayor extensión de la Región Neotropical, extendiéndose a través de la mayor parte del Brasil, las Guyanas, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay y Argentina (Cabrera y Willink 1973). La primera explicación de los patrones de distribución de la subregión amazónica fue propuesta por Wallace (1852), quien consideró que los ríos de la cuenca amazónica habrían actuado como barreras a la dispersión. Una explicación alternativa es la teoría de refugios, de acuerdo con la cual el bosque fue reducido y fragmentado por cambios climáticos del Pleistoceno, lo que resultó en un archipiélago de parches de bosque o refugios (Haffer 1969, 1974, 1977; Vanzolini y Williams 1970; Prance 1982; Lourenço 1986). Colinvaux (1997, 1998), sin embargo, argumentó que estos cambios climáticos no fueron suficientes para fragmentar el bosque amazónico y que la vicarianza se produjo porque se crearon islas en áreas elevadas, es decir que la teoría de refugios tendría los hechos «invertidos»: se habría producido un archipiélago de islas mientras que el bosque permaneció intacto (Colinvaux 1997). Otros autores (Croizat 1958, 1976; Cracraft y Prum 1988; Bush 1994; Patton *et al.* 2000) han retomado la hipótesis de Wallace, postulando cambios precuatnarios para explicar los patrones de distribución de un gran número de taxones de la Amazonia; el análisis de Patton *et al.* (2000) confirma la existencia de patrones vicariantes claros en la fauna de mamíferos amazónicos. Otra explicación para los patrones de distribución amazónicos es la hipótesis del «lago amazónico» (Frailey *et al.* 1988), de acuerdo con la cual, durante el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano existió un lago en cuyos márgenes se habrían producido disyunciones entre fragmentos de bosque, que se habrían constituido en centros de especiación.

Reconozco 13 provincias en la subregión amazónica. La provincia del Napo se halla en el norte de Perú, sudoeste de Colombia y este de Ecuador. La provincia del Imerí se extiende por el sur de Venezuela, sudeste de Colombia, noreste de Perú y norte del Brasil. La provincia de la Guyana se encuentra en el noroeste de América del Sur, en el Escudo Guayano, entre Venezuela, Colombia, Guyana, Surinam y el norte del Brasil, donde existen mesetas de areniscas — conocidas como tepuis — de más de 2.000 m de altitud. La provincia de la Guyana Húmeda se encuentra en el sudeste de Venezuela, norte del Brasil, Surinam y Guyana. La provincia de Roraima se extiende por el norte del Brasil, sudeste de Venezuela, Surinam y Guyana. La provincia de Amapá se halla en Surinam y el noroeste del Brasil. La provincia de la Varzea ocupa el noroeste del Brasil y noroeste de Perú. La provincia del Ucayali se extiende por el este de Perú, norte de Bolivia y oeste del Brasil. La provincia del Madeira se extiende por el noroeste del Brasil, limitada al norte por el río Amazonas, al oeste por los ríos Madeira y Beni, al este por el río Xingú, y al sur por la cordillera oriental de Bolivia. La provincia del Tapajós-Xingú se halla en el noroeste del Brasil. La provincia de Pará se encuentra en el noroeste del Brasil, limitado al norte y oeste por los ríos Tocantins y Araguaia, al sur por la Serra do Gurupi de la parte norte del Maranhao y por el río Grajau, y al este por el río Guaná. La provincia del Pantanal se halla en el sur y centro del Brasil, noroeste de Bolivia y norte de Paraguay. La provincia de las Yungas se extiende por las laderas orientales de los Andes, entre los 300 y 3.500 m de altitud, desde el norte de Perú hasta el noroeste de Argentina.

Subregión chaqueña

La subregión chaqueña ocupa el norte y centro de Argentina, sur de Bolivia, oeste y centro del Paraguay, y centro y noroeste del Brasil (Cabrera y Willink 1973). Equivale al «corredor de sabana» de Schmidt e Inger (1951) y a la «diagonal de formaciones abiertas» de Vanzolini (1963), revisados por Prado y Gibbs (1993).

Reconozco cuatro provincias en la subregión chaqueña. La provincia de la Caatinga se extiende por el noreste del Brasil, en los estados de Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, y porciones de Piauí y Minas Gerais. La provincia del Cerrado se halla en el centro sur del Brasil (estados de Minas Gerais, Mato Grosso, Goiás, São Paulo, Paraná, Maranhao y Piauí) y el noreste de Paraguay y Bolivia. La provincia del Chaco se extiende por el sur de Bolivia, oeste de Paraguay, sur del Brasil y centro norte de Argentina. La provincia de la Pampa ocupa el centro oeste de Argentina entre los 30 y 39° LS, Uruguay y sur del estado brasileño de Rio Grande do Sul.

Subregión paranaense

La subregión paranaense se sitúa en el noreste de Argentina, este de Paraguay, extremo sur del Brasil (al oeste de la Serra do Mar y hacia el centro de Rio Grande do Sul) y este del Brasil, entre los 7 y 32° LS. Varios autores han discutido las relaciones de esta subregión con la subregión subantártica (Kuschel 1960; Cabrera 1976; Morrone y Lopretto 1994; Maury *et al.* 1996; Zuloaga *et al.* 1999). De acuerdo con las evidencias paleontológicas, paleoclimatológicas y geológicas, un clima templado prevaleció en el extremo austral de Sudamérica durante el Terciario. Éste habría permitido la existencia de un bosque nublado continuo, extendido mucho más al sur que en la actualidad (Zuloaga *et al.* 1999). Una tendencia al enfriamiento y a la aridificación comenzó en el Oligoceno y Mioceno, y más tarde el bosque se fragmentó, junto con los cambios climáticos inducidos por el levantamiento de la cordillera de los Andes y la expansión de la flora chaqueña.

Reconozco tres provincias dentro de la subregión paranaense. La provincia del Bosque Atlántico Brasileño ocupa una franja angosta, que nunca excede los 100 Km de ancho, a lo largo de la costa atlántica del Brasil, al este de la cordillera de la costa, entre los 7 y 32° LS. La provincia del Bosque Paranaense se halla en el sudeste del Brasil, noreste de Argentina y este de Paraguay. La provincia del Bosque de *Araucaria angustifolia* se encuentra en el sur del Brasil y noreste de Argentina, entre los 600 y 1.800 m de altitud.

Zona de transición mexicana

Halfpter (1962, 1964, 1965, 1972, 1974, 1976, 1978, 1987, 2003) definió la zona de transición mexicana como una zona compleja donde se superponen las faunas neotropical y neártica, que incluye el sudoeste de los Estados Unidos, México y gran parte de América Central. Con base en análisis panbiogeográficos recientes (Morrone y Márquez 2001, 2003), he propuesto (Morrone 2004) restringir la zona de transición mexicana a cinco provincias. La provincia de la Sierra Madre Occidental ocupa el oeste de México, en los estados de Chihuahua, Durango, Zacatecas, Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco, por encima de los 1.000 m de altitud. La provincia de la Sierra Madre Oriental se extiende por el este de México, en los estados de San Luis Potosí, Coahuila, Hidalgo, Nuevo León, Veracruz, Puebla y Querétaro, por encima de los 1.500 m de altitud. La provincia del Eje Volcánico Transmexicano se halla en el centro de México, en los estados de Guanajuato, México, Distrito Federal, Jalisco, Michoacán, Puebla, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz. La provincia de la Depresión del Balsas se extiende por el

centro de México, en los estados de Guerrero, México, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla, por debajo de los 2.000 m de altitud, entre las provincias biogeográficas del Eje Volcánico Transmexicano y la Sierra Madre del Sur. La provincia de la Sierra Madre del Sur ocupa el centro sur de México, desde el sur de Michoacán hasta Guerrero y Oaxaca, y parte de Puebla, por encima de los 1.000 m de altitud.

Región Neártica

Al norte de la Región Neotropical, separadas por la zona de transición mexicana, se encuentra la Región Neártica. Básicamente comprende las áreas templado-frías de Norteamérica, en Canadá, los Estados Unidos de América y el norte de México (Rapoport 1968). Esta región está relacionada con la Región Paleártica, la cual incluye las áreas templado-frías del Viejo Mundo (Sanmartín *et al.* 2001), constituyendo en conjunto el reino Holártico (Morrone 1996, 1999). Existen numerosos trazos generalizados conectando ambas regiones (Craw *et al.* 1999). Sanmartín *et al.* (2001) recientemente llevaron a cabo un análisis biogeográfico cladístico de 57 taxones animales distribuidos en el reino Holártico, y mostraron una separación básica entre las regiones Neártica y Paleártica, debida a vicarianza.

La Región Neártica comprende cinco provincias en América Latina. La provincia de California ocupa la porción septentrional de la península de Baja California, en el estado de California, desde las sierras de San Pedro Mártir y Juárez, extendiéndose hacia el norte, a lo largo de la Sierra Nevada, hasta el sudoeste de los Estados Unidos. La provincia de Baja California se halla en la Península de Baja California. La provincia de Sonora se extiende por las áreas costeras del noroeste de México, desde la porción nororiental de la península de Baja California hasta la cuenca del río Piaxtla en el sur. Es un área relativamente baja, con llanuras interrumpidas por montañas de altura moderada y dunas. La provincia del Altiplano Mexicano se encuentra en el altiplano del centro de México, en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato, Chihuahua, Jalisco, Michoacán, Tlaxcala, Puebla, Coahuila, Durango y Nuevo México, así como pequeñas porciones de Nuevo León y Sonora, por encima de los 4.000 m de altitud. La provincia de Tamaulipas se extiende por las áreas costeras de la porción septentrional del Golfo de México, al norte de la cuenca del río Pánuco, en los estados mexicanos de Tamaulipas y Nuevo León, con pequeñas porciones de Coahuila, San Luis Potosí, el extremo norte de Veracruz y la porción adyacente del estado de Texas.

Zona de transición sudamericana

La zona de transición sudamericana, antes tratada como la subregión páramo puneña de la región andina (Morrone 2001), comprende la parte más alta de los Andes entre el oeste de Venezuela y el norte de Chile y centro oeste de Argentina. Aquí se integran en una única zona los pisos altoandinos y mesoandinos de la Puna, de acuerdo con la propuesta de Rivas Martínez y Tovar (1983), así como las provincias de la Prepuna, Desierto Peruano Costero, Páramo Norandino y Monte, previamente asignadas a la Región Neotropical.

Reconozco seis provincias dentro de la zona de transición sudamericana. La provincia del Páramo Norandino se extiende por las altas cordilleras de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú, por encima de los 3.000 m de altitud. La provincia del Desierto Peruano Costero es una franja estrecha a lo largo de la costa del Océano Pacífico, desde el norte de Perú hasta el norte de Chile. La provincia de la Puna se extiende por Bolivia, el norte de Argentina y Chile, y el sur de Perú. La provincia de Atacama se halla en el norte de Chile. La provincia de la Prepuna ocupa el noroeste de Argentina, desde Jujuy hasta el norte de Mendoza. La provincia del Monte se halla en el centro de Argentina, aproximadamente entre los 27 y 44° LS, desde Salta hasta el noreste de Chubut.

Región Andina

Al sur de la Región Neotropical, separada por la zona de transición sudamericana, se encuentra la región andina. Ésta se extiende a lo largo de los Andes del sur y la Patagonia argentino-chilena (Morrone 1994, 1996). Se ha propuesto que gran parte de la biota andina se originó en la Patagonia y luego gradualmente se expandió hacia el norte, durante el Terciario y Pleistoceno, con la reducción del cinturón climático cálido y la conversión de bosques tropicales nublados en comunidades templadas y áridas (Rapoport 1968; Kuschel 1969; Morrone 1994). La Región Andina integra el reino austral, junto con las regiones australiana templada, neozelandesa, neoguineana y del Cabo (Morrone 1996, 1999). La relación más estrecha es con las regiones australiana templada y neozelandesa (Seberg 1991; Morrone 1992; Weston y Crisp 1994; Heads 1996, 1999; Lopretto y Morrone 1998; Craw *et al.* 1999), aunque la resolución cladística entre ellas es motivo de debate (Nelson y Ladiges, 1996).

La Región Andina comprende tres subregiones: chilena central, subantártica y patagónica. La subregión chilena

central se extiende por el centro de Chile, entre los 30-34° LS (Cabrera y Willink 1973; Morrone 1994, 1996; Morrone *et al.* 1997). De acuerdo con análisis biogeográficos cladísticos basados en taxones de artrópodos y plantas (Morrone 1994; Morrone *et al.* 1997), así como de evidencia fósil (Troncoso y Romero 1998), esta subregión se encuentra más estrechamente relacionada con la subregión subantártica. Reconozco dos provincias en la subregión chilena central: la provincia de Coquimbo en el centro norte de Chile y la de Santiago en el centro sur del país.

La subregión subantártica comprende los Andes australes, desde los 37° LS hasta el Cabo de Hornos, incluyendo el archipiélago del sur de Chile y Argentina, y las Islas Malvinas, Georgia del Sur y Juan Fernández (Cabrera y Willink 1973; Morrone 1994, 1996, 2000). Pese a que en la subregión predominan los bosques con especies de géneros australes, también hay páramos y otras áreas sin *Nothofagus*, como las Islas Malvinas y las Juan Fernández. La inclusión de estas últimas en la subregión subantártica, sin embargo, fue postulada por Ringuet (1955) y sustentada por análisis biogeográficos posteriores (Morrone 1993; Morrone *et al.* 1994). Varios autores (Monrós 1958; Kuschel 1960; Cabrera y Willink 1973; Cabrera 1976; Crisci *et al.* 1991; Morrone 1996) han enfatizado los rasgos distintivos de la biota subantártica y sus relaciones cercanas con la biota de Australasia. Existen varios géneros de plantas que se distribuyen en la subregión subantártica y Australia, Tasmania, Nueva Zelanda, y/o Nueva Guinea (Cabrera 1976; Zuloaga *et al.* 1999). Dentro de la Región Andina, la subregión subantártica se relaciona estrechamente con la subregión chilena central (Morrone 1994; Morrone *et al.* 1997; Troncoso y Romero 1998). Asimismo, muestra

relaciones con la subregión paranaense, las que podrían evidenciar una conexión más antigua entre ellas.

Reconozco seis provincias en la subregión subantártica. La provincia de las Islas Juan Fernández se extiende por las islas chilenas de Masatierra o Robinson Crusoe, Masafuera o Alejandro Selkirk y Santa Clara, situadas en el Océano Pacífico, 600 Km al oeste de Valparaíso, a los 33° LS. La provincia del Maule se halla en el sur de Chile y Argentina, entre los 34-37° LS. La provincia del Bosque Valdiviano se halla en el sur de Chile y Argentina, al sur de la provincia del Maule, alcanzando los 47° LS. La provincia del Bosque Magallánico se extiende por el sur de Chile desde los 47° LS hasta el Cabo de Hornos y sur de Argentina en pequeñas porciones del oeste de Santa Cruz y Tierra del Fuego. La provincia del Páramo Magallánico se extiende por el sur de Chile y Argentina, limitada al este por la provincia del Bosque Magallánico. La provincia de las Islas Malvinas comprende el archipiélago argentino de las islas Malvinas y Georgia del Sur, situadas en el Océano Atlántico Sur, a unos 550 Km de Tierra del Fuego.

La subregión patagónica se extiende por el sur de Argentina, desde el centro de Mendoza, ensanchándose a través de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, hasta el norte de Tierra del Fuego; y alcanza Chile en las provincias de Aisén y Magallanes (Soriano 1956; Cabrera y Willink 1973; Morrone 1996). Reconozco dos provincias en la subregión patagónica: la provincia de la Patagonia Central en el sudoeste de Argentina, desde el centro de Mendoza hasta el sur de Santa Cruz; y la provincia de la Patagonia Subandina en el sudoeste de Argentina, constituyendo una angosta franja a lo largo de los Andes australes, al sur de los 51° LS, y ensanchándose hacia el sur hasta Santa Cruz.

Literatura citada

- Amorim, D. S. y M. R. S. Pires. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, pp. 183-219, en: Bicudo, C. E. M. y N. A. Menezes (eds.). *Biodiversity in Brazil: A first approach*. CNPq, São Paulo.
- Amorim, D. S. y S. H. S. Tozoni. 1994. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revista Brasileira de Entomologia* 38(3/4):517-543.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation: A necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-17.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas, pp. 1-85, en: Kugler, W. F. (ed.). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Vol. 2. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. *Mamíferos sudamericanos (vida, costumbres y descripción)*. Historia Natural Ediar, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología, Monografía 13. OEA, Washington D. C.
- Casas-Andreu, G. y T. Reyna-Trujillo. 1990. Herpetofauna (anfibios y reptiles). Mapa IV.8.6, en: *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- Colinvaux, P. A. 1997. Amazonian diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Research* 34:330-345.
- Colinvaux, P. A. 1998. A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology Biogeography Letters* 7:95-96.
- Cracraft, J. y R. O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42(3):603-620.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series 11. Oxford University Press, New York.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig Juárez.

1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40:152-171.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1, 2a, y 2b. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1960. *Principia Botanica*. Vols. 1a y 1b. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L. 1976. *Biogeografía analítica y sintética («panbiogeografía») de las Américas*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- Croizat, L., G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centres of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23:265-287.
- Dice, L. R. 1943. *The biotic provinces of North America*. University of Michigan Press, Michigan.
- Donnelly, T. W. 1988. Geological constraints on Caribbean biogeography, pp. 15-37, en: Liebherr, J. K. (ed.). *Zoogeography of Caribbean insects*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Regionalización biogeográfica. Mapa IV.8.10, en: *Atlas Nacional de México*. Vol. 3. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- Fittkau, E. J. 1969. The fauna of South America, pp. 624-650, en: Fittkau, E. J., J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe y H. Sioli (eds.). *Biogeography and ecology in South America*. Vol. 2, Junk, The Hague.
- Fournier, H. 1876. Las regiones botánicas de México, pp. 61-70, en: Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México D. F.
- Frailey, C. D., E. L. Lavina, A. Rancy y J. P. Souza Filho. 1988. A proposed Pleistocene/ Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18(3-4):119-143.
- Giunta, G., E. Navarro, L. Beccaluva, S. Bellia, P. Comin-Chiaromonti, G. Dengo, W. Montero y S. Carnemolla. 1996. Geología de las márgenes de la placa del Caribe: Generalidades en Guatemala, Costa Rica, La Española y resultados preliminares del análisis de una transversal en la cordillera de la costa de Venezuela. *Revista Geológica de América Central* 19/20:7-28.
- Grisebach, A. 1876. La vegetación del dominio Mexicano, pp. 27-60, en: Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México D. F.
- Guyer, C. y J. M. Savage. 1986. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Systematic Zoology* 35(4):509-531.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Haffer, J. 1974. *Avian speciation in tropical South America*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: An overview. *Biodiversity and Conservation* 6:451-476.
- Halfpiter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoologica Mexicana* 5:1-17.
- Halfpiter, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomologica Mexicana* 6:1-108.
- Halfpiter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 26:1-16.
- Halfpiter, G. 1972. Eléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques, pp. 1-40, en: *Biogeographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. 17me Congrès International de Zoologie, Monte Carlo.
- Halfpiter, G. 1974. Eléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae* 10:223-262.
- Halfpiter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomologica Mexicana* 35:1-64.
- Halfpiter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomologica Mexicana* 39-40:219-222.
- Halfpiter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32:95-114.
- Halfpiter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, pp. 87-97, en: Morrone, J. J. y J. Llorente Bousquets (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F.
- Heads, M. 1996. Biogeography, taxonomy and evolution in the Pacific genus *Coprosma* (Rubiaceae). *Candollea* 51:381-405.
- Heads, M. 1999. Vicariance biogeography and terrane tectonics in the South Pacific: Analysis of the genus *Abrotanella* (Compositae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:391-432.
- Hedges, S. B. 1982. Caribbean biogeography: Implications of recent plate tectonic studies. *Systematic Zoology* 31(4):518-522.
- Hemsley, W. B. 1887. Bosquejo de la geografía y rasgos prominentes de la flora de México, pp. 71-90, en: Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México D. F.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography Series No. 12. Oxford University Press, Oxford.
- Kuschel, G. 1960. Terrestrial zoology in southern Chile. *Proceedings of the Royal Society of London B* 152:540-550.
- Kuschel, G. 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera, pp. 709-722, en: Fittkau, E. J., J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe y H. Sioli (eds.). *Biogeography and ecology in South America*, Vol. 2. Junk, The Hague.
- Lopretto, E. C. y J. J. Morrone. 1998. Anaspidacea, Bathynellacea (Syncarida), generalised tracks, and the biogeographical relationships of South America. *Zoologica Scripta* 27(4):311-318.
- Lourenço, W. R. 1986. Diversité de la faune scorpionique de la région Amazonienne; centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana* 9(4):559-580.

- Martens, M. y H. Galeotti. 1842. Mémoire sur les fougères du Mexique et considerations sur la géographie de cetrée. *Memoirs Academie Sciences Bruxelles* 15:1 99.
- Maury, E. A., R. Pinto da Rocha y J. J. Morrone. 1996. Distribution of *Acropsopilio chilensis* Silvestri, 1904 in southern South America (Opiliones, Palpatores, Caddidae). *Biogeographica* 72(3):127-132.
- Mello-Leitão, C. de. 1935. Distribution et phylogénie des fauchers sudaméricaines, pp. 1217-1228, en: *12e. Congrès International de Zoologie*. Vol. 2. Lisboa.
- Mello-Leitão, C. de. 1938. Estudio monográfico de los proscópidos. *Revista Museo de La Plata, Zoologia* 8:279-449.
- Mello-Leitão, C. de. 1939. Les arachnides et la zoogéographie de l'Argentine. *Physis* (Buenos Aires) 18:601-630.
- Mello-Leitão, C. de. 1943. Los alacranes y la zoogeografía de Sudamérica. *Revista Argentina de Zoogeografía* 2(3):125-131.
- Monrós, F. 1958. Consideraciones sobre la fauna del sur de Chile y revisión de la tribus Stenomelini (Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta Zoológica Lilloana* 15:143-153.
- Morrone, J. J. 1992. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein y *Lanteriella* gen. nov. (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomológica Chilena* 17: 57-174.
- Morrone, J. J. 1993. Revisión sistemática de un nuevo género de Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae), con un análisis biogeográfico del dominio subantártico. *Boletín Sociedad de Biología de Concepción* 64:121 145.
- Morrone, J. J. 1994. Systematics, cladistics, and biogeography of the Andean weevil genera *Macrostyphlus*, *Adiortistidius*, *Puranus*, and *Amathynetoides*, new genus (Coleoptera: Curculionidae). *American Museum Novitates* 3104:1-63.
- Morrone, J. J. 1996. The biogeographical Andean subregion: A proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica* 42(107-108):103-114.
- Morrone, J. J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75(1):1-16.
- Morrone, J. J. 2000. Biogeographic delimitation of the Subantarctic subregion and its provinces. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales (N. S.)* 2(1):1-15.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA No. 3, Zaragoza, España.
- Morrone, J. J. 2002. Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29:149-152.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 4(2):149-162.
- Morrone, J. J. y E. C. Lopretto. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21:97-109.
- Morrone, J. J. y E. Urbubey. 1997. Historical biogeography of the northern Andes: A cladistic analysis based on five genera of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and *Barnadesia* (Asteraceae). *Biogeographica* 73(3):115-121.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2001. Halfiter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28:635-650.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico de México: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas, pp. 200-217, en: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México D. F.
- Morrone, J. J., S. Roig-Juñent y J. V. Crisci. 1994. Cladistic biogeography of terrestrial Subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from southern South America. *National Geographic Research and Exploration* 10(1):104-115.
- Morrone, J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44(4):507-514.
- Müller, P. 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Junk, The Hague.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates* 3167:1-58.
- Ortega, F., R. L. Sedlock y R. C. Speed. 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico, pp. 265-306, en: Speed, R. C. (ed.). *Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transitions*. DNAG Continent-Ocean Transect Volume. Geological Society of America, Boulder.
- Patton, J. L., M. N. F. da Silva y J. R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244:1-306.
- Posadas, P. E., J. M. Estévez y J. J. Morrone. 1997. Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria* 48:1-10.
- Prado, D. E. y P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:902-927.
- Prance, G. T. (ed.). 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- Pregill, G. K. 1981. An appraisal of the vicariance hypothesis of Caribbean biogeography and its application to West Indian terrestrial vertebrates. *Systematic Zoology* 30:147-155.
- Ramírez, J. 1899. *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento, México D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1990. Regionalización

- mastofaunística (mamíferos). Mapa IV.8.8.A, en: *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- Rapoport, E. H. 1968. Algunos problemas biogeográficos del nuevo mundo con especial referencia a la Región Neotropical, pp. 55-110, en: Delamare Deboutville y E. H. Rapoport (eds.). *Biologie de l'Amérique Australe*. Vol. 4. CNRS, Paris.
- Rauchenberger, M. 1988. Historical biogeography of poeciliid fishes in the Caribbean. *Systematic Zoology* 37(4):356-365.
- Ringuelet, R. A. 1955. Ubicación zoogeográfica de las Islas Malvinas. *Revista Museo de La Plata (N. S.), Zoología* 6:419-464.
- Ringuelet, R. A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis (Buenos Aires)* 22:151-170.
- Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2(3):1-122.
- Rivas-Martínez, S. y O. Tovar. 1983. Síntesis biogeográfica de los Andes. *Collectanea Botanica (Barcelona)* 14:515-521.
- Rivas-Martínez, S. y G. Navarro. 1994. *Mapa biogeográfico de Suramérica*. Madrid.
- Ron, S. R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71(3):379-402.
- Rosen, D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24:431-464.
- Rosen, D. E. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72:636-659.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Rzedowski, J. y T. Reyna-Trujillo. 1990. Tópicos biogeográficos. Mapa IV.8.3, en: *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- Sanmartín, I., H. Enghoff y F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:345-390.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:464-547.
- Schmidt, K. P. y R. F. Inger. 1951. Amphibians and reptiles of Hopkins-Branner expedition to Brazil. *Fieldiana, Zoology* 31:439-465.
- Sclater, P. L. 1858. On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Proceedings of the Linnean Society London, Zoology* 2:130-145.
- Sclater, W. L. y P. L. Sclater. 1899. *The geography of mammals*. Paul, Trench, Trübner & Company, Londres.
- Seberg, O. 1991. Biogeographic congruence in the south Pacific. *Australian Systematic Botany* 4:127-136.
- Shannon, R. C. 1927. Contribución a los estudios de las zonas biológicas de la República Argentina. *Revista Sociedad Entomológica de Argentina* 4:1-14.
- Sick, W. D. 1969. Geographical substance. *Monographiae Biologicae* 19:449-474.
- Smith, H. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2:103-110.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista Investigaciones Agrícolas* 10(4):323-347.
- Stuart, L. C. 1964. Fauna of Middle America, pp. 316-363, en: West, R. C. (ed.). *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1. University of Texas Press, Austin.
- Thomas, D. B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: A faunal survey and chorographic analysis. *Coleopterists Bulletin* 47(4):363-408.
- Troncoso, A. y E. J. Romero. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico, pp. 149-172, en: *Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica (1994)*. Vol. 68. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Vanzolini, P. E. 1963. Problemas faunísticos do Cerrado, pp. 307-320, en: Ferri, M. G. (ed.). *Simpósio sobre o Cerrado*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Vanzolini, P. E. y E. E. Williams. 1970. South American anoles: Geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* 19:1-298.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20:107-110.
- Wallace, A. R. 1876. *Geographical distribution of animals*. McMillan and Company, Londres.
- Weston, P. H. y M. D. Crisp. 1994. Cladistic biogeography of waratahs (Proteaceae: Embothriaceae) and their allies across the Pacific. *Australian Systematic Botany* 7:225-249.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone y D. Rodríguez. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27(1):17-167.

CAPÍTULO 8

Hymenoptera «Parasitica» como agentes de control biológico en Colombia

F. Cantor, J. R. Cure y A. López-Ávila

En este capítulo se presenta el resultado de una revisión bibliográfica sobre los grupos de parasitoides pertenecientes a Hymenoptera-Parasitica, utilizados como enemigos naturales de insectos plaga en diferentes cultivos de importancia agrícola en Colombia.

Se inicia con un breve panorama histórico en el que se destacan algunos hechos importantes que dieron origen y orientaron diferentes prácti-

cas de control biológico con Hymenoptera-Parasitica, presentando, además, detalles de los diferentes géneros y especies de parasitoides, organizados por familias taxonómicas.

Al final del capítulo se presenta una lista de los parasitoides mencionados, que incluye, en orden alfabético, la superfamilia, la familia y la especie a la cual pertenecen, e información biológica adicional (Tabla 8.1).

La identificación de parasitoides neotropicales

La identificación de himenópteros parasitoides es muy especializada y exige, además del examen morfológico de los especímenes, un registro adecuado de los hospederos sobre los cuales fueron capturados. Cuando se realizan levantamientos faunísticos con miras al reconocimiento de enemigos naturales es necesaria la captura de los hospederos, para su cría y posterior emergencia de los parasitoides en laboratorio. Con frecuencia es necesario realizar montajes para observación en microscopio, especialmente tratándose de familias con ejemplares de menos de 1 mm de longitud.

Las principales colecciones de referencia para los parasitoides colombianos son la Colección Taxonómica Nacional «Luis María Murillo» de Corpoica-Tibaitatá, el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá, el museo «Francisco Luis Gallego»

de la Universidad de Antioquia y el Instituto Humboldt en Villa de Leyva (Boyacá).

Panorama histórico

El control biológico de plagas con parasitoides en Colombia está asociado, en cuanto a su origen y evolución, al desarrollo de los principales programas agrícolas en las diferentes regiones del país. Sobresalen los casos del algodón y la caña de azúcar en el Valle del Cauca, del café principalmente en Nariño y en el denominado Eje Cafetero, y de hortalizas y ornamentales en la Sabana de Bogotá y en el oriente antioqueño. También se deben resaltar los estudios realizados con parasitoides en cultivos de yuca, plátano, arroz, maíz, soya, frijol, papa, frutales y forestales, entre otros.

Los inicios del control biológico con parasitoides en Colombia parecen remontarse a finales de la década de 1920. Valenzuela (1989) reporta cómo en noviembre de 1929

Luis María Murillo introdujo al país parasitoides provenientes de Estados Unidos para el control del pulgón lanífero de manzanos (Hemiptera: Eriosomatidae) en huertos boyacenses. El mismo autor reporta que en 1935 Murillo encontró avispas de *Apanteles thurberiae* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae) ejerciendo control sobre el gusano rosado colombiano *Sacadodes pyralis* Dyar (Lepidoptera: Noctuidae), en algodón, en la región del Río Suárez (Santander). En la búsqueda de soluciones a los problemas de plagas del algodón, durante la década de 1970, se iniciaron varios programas de manejo integrado de plagas que consideraban la importación, evaluación y liberación de parasitoides, entre los que sobresale el caso de *Trichogramma* spp.

Según Valenzuela (1989), el género *Trichogramma* es el protagonista principal de la historia del control biológico de plagas agrícolas en Colombia, en cultivos de algodón y caña de azúcar. Este parasitoide fue encontrado por Francisco Luis Gallego en 1936 en el Valle del río Medellín, parasitando huevos de *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae) en caña de azúcar. Sin embargo, millones de avispas fueron introducidas desde California (Estados Unidos) para ser liberadas en cultivos de caña de azúcar en Colombia (Amaya 1998). En 1961 el entomólogo Hernán Alcaraz inició la primera cría masiva de *Trichogramma* en Colombia para ser utilizada en cultivos de algodón. En 1968 se inician crías de este parasitoide directamente, en los laboratorios de los cultivadores de caña (Amaya 1998).

Según Valenzuela (1989) el control biológico de plagas en Colombia ha tenido su consagración alrededor del barrenador *Diatraea* spp., en el cultivo de caña de azúcar de los ingenios del Valle del Cauca. Además, afirma que el arsenal de agentes de control biológico de la plaga ha estado formado por varios parasitoides entre los que se destacan *Trichogramma* sp., *Cotesia flavipes* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) y *Telenomus* sp. (Hymenoptera: Braconidae). Este último se manejó con éxito en 1967 en un brote repentino del gusano cabrito de la caña de azúcar, *Caligo ilioneus* Cramer (Lepidoptera: Brassolidae).

El uso de parasitoides en Colombia también tuvo un gran impacto con la introducción de *Telenomus alsophilae* (Viereck) en 1975 por el entomólogo Alex Bustillo, para el control biológico del medidor gigante del ciprés *Oxydia trichiata* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae). Trabajos posteriores corroboraron el establecimiento del parasitoide en el país y el control del brote de la plaga (Bustillo 1976; Drooz et al. 1977).

En la década de 1980 se inician en Colombia, y por extensión en América Latina, los primeros estudios de control biológico de cultivos protegidos bajo invernadero, adelantados en la Sabana de Bogotá y en el oriente antioqueño. Estos estudios se realizan para proteger cultivos ornamentales y de hortalizas, principalmente de infestaciones de

Liriomyza sp. (Diptera: Agromyzidae) y de *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) con liberaciones de *Diglyphus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae) y *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae), respectivamente.

A finales de la década de 1980 se introducen al país los betílidos *Cephalonomia stephanoderis* Waterston y *Prorops nasuta* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae), ambos para el control biológico de larvas y pupas de la broca del café. Más recientemente fue introducido con el mismo propósito *Phymastichus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoide de adultos de la broca del café.

Grupos de Hymenoptera Parasítica utilizados como agentes de control biológico en Colombia

A continuación se presentan, por familias, los registros de la literatura colombiana relacionados con el uso de himenópteros del grupo «Parasítica» para el control de plagas agrícolas. A continuación, se omiten los descriptores del orden y de la familia, tanto de hospederos como de parasitoides, pues esta información se detalla en la Tabla 8.1.

Superfamilia Ceraphronoidea

Familia Megaspilidae

Lee et al. (1999, 2000) reportan individuos pertenecientes probablemente al género *Dendrocerus*, presentes en árboles utilizados como cercas vivas asociados a cultivos de ornamentales en la Sabana de Bogotá.

Superfamilia Chalcidoidea

Familia Aphelinidae

El mayor número de casos reportados como exitosos en proyectos de control biológico clásico, procede de las familias Aphelinidae (perteneciente al grupo de los Chalcidoidea) y Encyrtidae (DeBach 1964). Se trata de especies muy pequeñas, difíciles de identificar, importantes parasitoides de Hemiptera-Sternorrhyncha. Especies de esta familia han sido confundidas con especies de Eulophidae o Encyrtidae, entre otras, por falta de buenos caracteres diagnósticos. A niveles inferiores al de familia, la situación es aún más

complicada pues se sospecha la existencia de muchas especies crípticas (Grissell y Schauff 1990). En los Aphelinidae se presenta adelfoparasitismo, lo que significa que los machos se desarrollan como hiperparásitos de las hembras de su misma especie.

Aphelinus mali (Haldeman) fue introducido en Colombia en 1929 para el control del pulgón lanígero del manzano, *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Valenzuela 1989). Esta introducción fue dirigida por el entomólogo Luis María Murillo, quien importó ejemplares de la avispa desde Estados Unidos y los liberó en huertos de manzanos de Boyacá atacados por el pulgón. La liberación fue exitosa y constituyó el primer caso de control biológico de plagas en Colombia reconocido mundialmente por Altieri y Nicholls (1999). En 1935 el mismo Luis María Murillo encontró avispas de *Aphelinus* sp. en la región algodonera del Río Suárez (Santander), ejerciendo un elevado parasitismo sobre el gusano rosado colombiano *Sacadodes pyralis* (Dyar) (Valenzuela 1989). En un reconocimiento más reciente de himenópteros en diferentes cultivos del Valle del Cauca, Ramírez y Zuluaga (1995) registraron *Aphelinus* sp. como parasitoides de *Aphis gossypii* Glover en algodónero y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) en tomate de huerta.

Lee *et al.* (1999, 2000) encontraron áfidos y ninfas de mosca blanca parasitados por avispas de los géneros *Aphelinus* y *Encarsia* y de la especie *Eretmocerus californicus* Howard, en diferentes etapas de la fenología de árboles y arbustos como abutilón (*Abutilon* pos. *striatum*), aliso (*Alnus acuminata*), chicalá (*Tecoma stans*), jazmín (*Pittosporum undulatum*), sauco (*Sambucus mexicana*) y tibar (*Escallonia paniculata*), los cuales son utilizados como cercas vivas en cultivos de ornamentales de la Sabana de Bogotá.

En un reconocimiento de controladores biológicos asociados con las plagas de cítricos en la zona del Gran Caldas y Norte del Valle, Castaño *et al.* (1989) registraron avispas posiblemente del género *Coccophagus* parasitando *Unaspis citrii* (Comstock) y *Saisettia* sp., del género *Encarsia* parasitando *Dialeurodes citri* (Ashmead) y del género *Eretmocerus* parasitando *Aleurocanthus woglumi* (Asby) y *Aleurothrixus howardii* Quaint.

López-Ávila (1994) reporta *Encarsia* y *Eretmocerus* como dos de los seis géneros que presentan especies de importancia en programas de control biológico para la mosca blanca. Más recientemente Ortega (2000) realizó estudios en el Valle del Cauca para determinar la efectividad de *Encarsia hispida* De Santis como parasitoide de la mosca blanca de la yuca *Aleurotrachelus socialis* Bondar bajo condiciones de invernadero.

Familia Chalcididae

Esta familia presenta las especies de mayor tamaño entre los Chalcidoidea. Dos de los géneros más característicos y fáciles de reconocer son *Brachymeria* y *Conura*.

Según Olarte (1987), avispas de *Dirhinus giffardii* Silvestri fueron introducidas desde Estados Unidos para el control biológico de poblaciones de *Anastrepha* sp., en cultivos de guayaba ubicados en el municipio de Guavatá (Santander). De 5.914 avispas liberadas no se reporta la acción efectiva de estas ni la recuperación de nuevos ejemplares. Castaño *et al.* (1989) reportan *Spilochalcis* y *Brachymeria* parasitando pupas de *Opsihanes* sp. en plátano y banano.

Familia Encyrtidae

Castillo y Belloti (1989) reportan que la avispa *Acerophagus coccois* Smith fue encontrada en Palmira (Valle) parasitando al piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus madeirensis* Green, pero también se ha obtenido de *P. herreni* Cox y Williams. Los mismos autores encontraron que en estudios de libre escogencia en condiciones de laboratorio las hembras de *A. coccois* prefirieron ovipositar sobre ninfas de segundo y tercer ínstar de *P. madeirensis* y que de una sola momia (piojo parasitado) emergen hasta 10 individuos. Además, a diferencia de *Epidinocarsis diversicornis* (Howard), otro parasitoide de piojos harinosos de la yuca, en *A. coccois* no se presenta encapsulamiento de huevos cuando ataca a *P. madeirensis* o *P. herreni*; sobre este último se han presentado porcentajes de parasitismo cercanos al 50% en condiciones de campo.

La especie *E. diversicornis* fue colectada de *P. herreni* en Carimagua (Llanos Orientales) y criada fácilmente para estudios de biología (Herrera 1985; Castillo y Belloti 1989). En dichos estudios se logró establecer que las hembras producen dos generaciones por cada generación del piojo, prefieren parasitar las ninfas de tercer ínstar y que de cada momia emerge sólo un individuo del parasitoide.

Según Castillo y Belloti (1989) *Anagyrus insolitus* (Howard) ha sido obtenido de muestras de *P. madeirensis* en yuca, tanto de México como de Palmira (Valle), y también se ha colectado en Carimagua (Meta) de muestras de *P. herreni*. De acuerdo con los mismos autores *A. insolitus* es una especie de la que se conoce poco de su biología, mientras que *Prochiloneurus dactylopii* Howard es hiperparasitoide frecuente de encírtidos parasitoides de pseudocócidos de la yuca.

Copidosoma truncatellum (Dalman) es un parasitoide de *Pseudoplusia includens* (Walker) y *Trichoplusia ni* (Hübner) en cultivos de soja (García 1989b) y de huevos de *Neoleucinodes* sp. en cultivos de tomate de árbol (García 2000). *Copidosoma desantisi* Annecke y Mynhardt es reportado por Paéz (1989) como parasitoide de *Phthorimaea operculella* (Zeller) en cultivos de papa en Cundinamarca; este autor realizó además estudios de su ciclo de vida y capacidad parasitoide.

Viáfara *et al.* (1999) reportan la emergencia de *Copidosoma* sp. de larvas del pasador del fruto de las solanáceas *Neoleucinodes elegantalis* Guenée, en cultivos de tomate de árbol del Valle del Cauca. Según estos autores, el parasitoide corresponde a una especie nativa no identificada que parasita los huevos del pasador. Los autores agregan que *Copidosoma* presentan un alto grado de especificidad para parasitar los huevos del pasador ya que en ensayos previos se determinó que estos parasitoides prefirieron únicamente huevos de *N. elegantalis* cuando se les ofreció simultáneamente huevos de *Trichoplusia ni*, *Phthorimaea operculella* y *Galleria mellonella* (L.). Además, se determinó que de una larva de *N. elegantalis* pueden emerger entre 100 y 200 adultos del parasitoide. Tróchez *et al.* (1999) proponen una técnica de recuperación de *Copidosoma* sp., recolectando frutos infestados por la plaga para regresar los adultos de *Copidosoma* sp. al cultivo, como una alternativa para el control biológico de *N. elegantalis* en cultivos de tomate de árbol.

Familia Eulophidae

En términos del número de especies, esta familia, junto con Pteromalidae y Encyrtidae, es una de las más importantes dentro de los Chalcidoidea (Grissell y Schauff 1990).

Según Gaviria (1989), *Pedobius furvus* fue introducido en Colombia en 1970 desde Trinidad y Tobago para el control de larvas de *Diatraea* sp. en cultivos de caña de azúcar, maíz y sorgo.

Varias especies del género *Euplectrus* han sido registradas como parasitoides de larvas de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) en sorgo (Segura 1989) y maíz (León 1989). *Euplectrus puttleri* Gordh ha sido registrado parasitando larvas de *Erinnys ello* L. en plátano (García 2000). En el cultivo de la soja se ha registrado a *E. puttleri* como parasitoide de larvas de *Anticarsia gemmatilis* (Hübner) (García 2000), a *E. plathypenae* (Howard) como parasitoide de larvas de *Heliothis virescens* (Fabricius), *Pseudoplusia includens* y *S. frugiperda* (García 1989b). Por otra parte, Pulido (1978) informa en detalle sobre la cría masiva de *Euplectrus* n.sp. cerca *comstockii* como parasitoide de larvas de *A. gemmatilis* para la protección de cultivos de soja.

Según Arias y Belloti (1989) *Euplectrus* sp. ha sido registrado como parte de los enemigos naturales más importantes en el control de larvas del gusano cachón de la yuca *E. ello*. Los mismos autores reportan que la avispa ataca a la larva de *E. ello* especialmente durante sus dos primeros estadios, ovipositando sobre ella. Al emerger las larvas de *Euplectrus* sp. se fijan en el dorso del tórax de la larva del lepidóptero y se alimentan de ella. De esta manera resulta imposible para la larva de *E. ello* deshacerse del parasitoide. Posteriormente, se mueven hacia la parte inferior o ventral en donde pupan, recubriéndose con un capullo color café claro. Después de que la larva de *E. ello* ha sido parasitada por *Euplectrus* sp., muere en corto tiempo y no alcanza a llegar a los estadios fenológicos en los que es más voraz en el consumo de hojas de yuca. Arias y Belloti (1989) reportaron que antes de ese trabajo no era conocida la magnitud del control que podría ejercer *Euplectrus* sp.

Para el control de larvas de algunos lepidópteros que atacan cultivos forestales, Madrigal *et al.* (1984a) registraron individuos del género *Elachertus* como nuevos parasitoides del defoliador del ciprés *Glena bisulca* (Rindge). Los autores informan que aunque dicho parasitoide presenta características biológicas que lo hacen promisorio para el control del defoliador, su eficiencia fue reducida en un 40% por la presencia de un hiperparasitoide. Por lo anterior, sugieren que el potencial regulador de *Elachertus* sp. puede ser aprovechado en lugares donde se encuentre libre del hiperparasitoide.

García (2000) reporta que el minador de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton es controlado eficientemente por varios parasitoides entre los que registran eulófidos, como *Zagrammosoma multilineatum* (Ashmead), y otras especies desconocidas pertenecientes a los géneros *Cirrospilus*, *Galeopsomyia* y *Horismenus*. Este último también es reportado parasitando larvas de *S. frugiperda* en cultivos de soja y maíz (Segura 1989). Sin embargo, León y Campos (1999) no sólo identificaron al género *Zagrammosoma* parasitando a *P. citrella* en cultivos de cítricos de los Llanos Orientales, sino también a los géneros *Closterocerus*, *Horismenus* y *Cirrospilus* y a las especies *Galeopsomyia fausta* LaSalle y *Elasmus tischeriae* Howard.

Avispas de los géneros *Diglyphus* y *Euparacrias* fueron reportadas por Vélez *et al.* (1980), parasitando larvas de diversas especies de la mosca minadora que afectaban arvenses y otras plantas en el oriente antioqueño. Además de *Diglyphus*, otros eulófidos como *Closterocerus* y *Pedobius* han sido reportados por Prieto y Chacón (1980) como los géneros de parasitoides más comunes para el control biológico del minador del crisantemo en el Valle del Cauca. Estudios sobre la biología de *Diglyphus begini* fueron realizados por Chavarro (1990) y Restrepo (1991). Cure *et al.* (1997) y Cure y Cantor (2002) reportan también su utilización exitosa en programas de control biológico de *Lirio-*

myza sp. en cultivos de ornamentales en la Sabana de Bogotá. Cure y Cantor (2002) cuantificaron la capacidad controladora de *D. begini* sobre *Liriomyza huidobrensis* en cultivos de *Gypsophila paniculata*. Se logró establecer que del 35 al 40% de las larvas de *L. huidobrensis* mueren por depredación de la avispa, principalmente en la fase vegetativa del cultivo, y que otro 40% de las larvas mueren por el efecto parasítico, principalmente en la fase reproductiva del cultivo.

De acuerdo con estudios de Olarte (1987), especímenes de *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri) fueron colectados como parasitoides nativos de *Anastrepha* spp. en cultivos de guayaba de Santander. Algunos individuos de este parasitoide se llevaron al laboratorio para multiplicación en crías y de los individuos descendientes se liberaron 2.748. De estos, se recuperaron 3.966 nuevos individuos en muestreos posteriores.

Según Cárdenas (1995), la especie *Phymastichus coffea* La Salle fue introducida a Colombia por Cenicafe desde Togo (África), a través del Centro Internacional de Control Biológico (Londres), en diciembre de 1991. De los especímenes importados, 30 emergieron y murieron en Ansermanuevo (Valle) sin haber sido posible su reproducción. Posteriormente, se realizaron nuevos intentos de introducción a Colombia que permitieron establecer pies de cría de la especie y escalar la producción a grandes volúmenes. Adicionalmente, Cenicafe auspició trabajos sobre la biología y capacidad de dispersión en el campo de este parasitoide (Echeverry 1999; Vergara 1998; Vergara *et al.* 2001a,b). Con el fin de evaluar su capacidad de regulación de poblaciones de broca, Cantor (2001) cuantificó los niveles de parasitación de *P. coffea* en fincas cafeteras localizadas en diferentes altitudes. Las avispas se desarrollaron en todas las altitudes evaluadas y presentaron altos índices de parasitismo. Sin embargo, en dichos trabajos se demostró que que a pesar de los altos índices de parasitismo, la emergencia de *P. coffea* puede ser disminuida por la presencia natural del hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana*. No obstante, en estudios de modelación realizados por Gutiérrez *et al.* (1998), se ha demostrado que *P. coffea* tiene un gran potencial para el control biológico de la broca del café, siempre y cuando sea combinado con otras medidas de control, principalmente después de las cosechas.

Familia Eupelmidae

Chacón y Calderón (1979) reportaron individuos del género *Anastatoidea* parasitando larvas de *Caloptilia* sp. que se encontraban infestando leguminosas forrajeras. En este estudio se menciona que la larva del parasitoide emerge de la pupa de la plaga y pupa dentro del tallo. Además, des-

criben al adulto de la avispa de color oscuro brillante y de 4 mm de longitud.

Familia Mymaridae

Esta familia no cumple con una de las características taxonómicas más utilizadas en las claves de identificación de Chalcidoidea, como es el pronoto no alcanzando la tégula. El hecho de que en esta familia el pronoto alcanza efectivamente la tégula, le da una apariencia de Proctotrupeoidea (Grissell y Schauff 1990). Estas avispas son todas parasitoides de huevos, al igual que Trichogrammatidae.

Según Gaviria (1989), poblaciones del saltahoja hawaiano *Perkinsiella saccharicida* (Kirkaldy) que se encuentran infestando cultivos de caña de azúcar en Colombia, son reguladas naturalmente por varios tipos de parasitoides entre los que se encuentran individuos de *Anagrus* sp. Gaviria (1989) también reporta la actividad de *Anagrus* sp. pero sobre *Tagosodes orizicolus* (Muir) en cultivos de arroz. También existen registros de *Anagrus* sp. parasitando individuos de *Empoasca kraemeri* (Ross y Moores) en frijol, con índices de parasitismo entre 60% y 80% (Gómez y Schoonhoven 1977). Sin embargo, los autores reportaron que a pesar de los altos índices de parasitismo obtenidos, *Anagrus* sp. no fue capaz de mantener la población de la plaga por debajo de niveles en los cuales se presenta el daño en frijol.

Familia Pteromalidae

Jiménez (1981) citado por Siabatto *et al.* (1989) reportó parasitismo del picudo del algodón *Anthonomus grandis* por *Catolaccus hunteri* (Crawford) y por *Catolaccus* sp. (*Heterolaccus* spp.) en socas de algodón del Valle del Sinú pero con bajos niveles de control.

En estudios de reconocimiento de enemigos naturales asociados a insectos fitófagos presentes en árboles y arbustos utilizados como cercas vivas en cultivos de ornamentales de la Sabana de Bogotá, fueron observados pteromalidos por Lee *et al.* (1999, 2000). Otros estudios fueron realizados por Olarte (1987) para el control de las moscas de las frutas con parasitoides provenientes de Estados Unidos de la especie *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani) de los cuales fueron liberados 1.859 en cultivos de guayaba infestados por *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). No se presentan los resultados de esta liberación.

Entre los trabajos de grado realizados en Colombia también se evalúa el efecto del parasitoide *Spalangia cameroni* Perkins sobre pupas de *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) (Mayor 1994).

Familia Trichogrammatidae

Parasitoides de huevos, muy difíciles de diferenciar a nivel específico. Individuos de esta familia están representados por el género *Trichogramma*. De acuerdo con análisis realizados por Zuluaga y Duque (1989), *Trichogramma* es el principal género de parasitoides estudiado en Colombia. Por esta razón, Colombia es un punto de referencia en el contexto internacional, según se reconoce en Madrigal (1989), García (1996) y Zucchi y Monteiro (1997), entre otros.

Como se mencionó en la reseña histórica al inicio del capítulo, la primera evidencia sobre la aplicación del control biológico en caña de azúcar en Colombia data de 1939, año en el que se liberó a los campos un millón de adultos de *Trichogramma minutum* Riley, introducidos de los Estados Unidos (Valenzuela 1989). A partir del momento de su introducción se han realizado varios estudios relacionados con su biología básica, con el fin de dominar la técnica de su cría en laboratorio o de utilizarla en el campo.

El primer trabajo reportado en la literatura colombiana se refiere a la revisión bibliográfica de Saldarriaga y Bustillo (1975) en el que se consideran factores bióticos y abióticos que afectan la cría y comportamiento de *Trichogramma*. Además, en ese mismo trabajo se reportan datos acerca de la poca eficiencia de *Trichogramma* para el control de *Oxydia* (Lepidoptera) en coníferas bajo condiciones de laboratorio y de campo. *Trichogramma beckeri* fue reportado por Madrigal *et al.* (1984b) como una especie ya descrita en Costa Rica en 1973, pero no registrada antes en Colombia y con potencial de controlar huevos de *Oxydia* en áreas maderables. Sin embargo, en el mismo trabajo de Madrigal *et al.* (1984b) se presentan bajos índices de parasitismo en laboratorio (11,73%) y en campo (3,026%). Con relación a otros cultivos, García (1980) reporta índices de parasitismo que varían entre 47% y 84% sobre huevos de *Heliothis* spp. (Lepidoptera) en el algodonero.

De acuerdo con reportes de Amaya (1998) en 1979 se introdujeron dos especies de *Trichogramma* en Colombia provenientes de Trinidad y Tobago: *T. australicum* Girault y *T. armigera* N. y N. Luego de algunos estudios, sólo la primera de las especies fue criada masivamente en laboratorio hasta 1984. Posteriormente, no se pudo recuperar en campo y la cría de *T. australicum* desapareció de nuestro medio.

En estudios dedicados al reconocimiento de artropofauna asociada a diferentes plantas de la zona cálida del Tolima central, Hallman (1979b) reporta el parasitismo de avispas del género *Trichogramma* sobre defoliadores no identificados de la familia Noctuidae, que se encontraban sobre *Melochia pyramidata* y sobre *Euptoieta hegesia* infestando *Turnera ulmifolia*.

A pesar de que *Trichogramma* ha sido ampliamente utilizado en cultivos de caña para el ataque de *Diatraea*, Gómez *et al.* (1996) reportan que Colombia inició en 1988 una serie de estudios para evaluar el efecto de las liberaciones de *T. pretiosum* en campos comerciales de caña de azúcar, y que al final de dichos estudios no se pudo demostrar el beneficio económico de su empleo para el manejo de los barrenadores como *Diatraea*. Además, reportan que este tipo de discusiones ya se había presentado en 1939 durante el Congreso de la Sociedad Internacional de Técnicos de la caña de azúcar. Sin embargo, *T. pretiosum* también ha sido reportado como enemigo natural de *Stenoma cecropia* Meyrick en otros cultivos como en la palma de aceite (Grijalva 2000). Inclusive, más recientemente se han realizado estudios con ejemplares de esta especie para determinar su compatibilidad con extractos naturales (Olaya 2001) e insecticidas comerciales (Sánchez 2001).

La mayoría de los estudios relacionados con la producción, uso y manejo del *Trichogramma* en Colombia han sido reportados por Amaya (1998), que presenta, además, información relacionada con las especies registradas en Colombia y Sudamérica, algunos datos acerca de la biología de *Trichogramma*, factores bióticos y abióticos que afectan la reproducción de las avispas, así como también capítulos dedicados a la multiplicación masiva, liberación y evaluación de estos parasitoides. Sin embargo, aspectos de interés sobre el *Trichogramma* ya eran analizados por Saldarriaga y Bustillo (1975) con el fin de considerarlos en los programas de control biológico de lepidópteros en Colombia. En este trabajo, los autores argumentan la necesidad de revisar aspectos como la correcta identificación de la especie o variedad, la cantidad de avispas que se deben liberar, la época de liberación y las condiciones térmicas que favorecen su reproducción. Todo ello con el objeto de evitar o reducir los errores en el uso de *Trichogramma* dentro de los diferentes programas de control biológico en el mundo, como consecuencia de la moda que se generó por el uso de este tipo de avispas.

En el trabajo de Saldarriaga y Bustillo (1975) se presenta, además, la revisión de los resultados divulgados sobre la eficiencia del uso de *Trichogramma* en Rusia, España y Alemania para el control de la palomilla del manzano *Carpocapsa* (*Cydia pomonella* L.), en Estados Unidos para el control de la polilla oriental del manzano *Grapholita molesta* (Busk), en Rusia para el control de *Euxoa segetum* (Danil y Schiff) y *Barathra brassicae* (L.), en Egipto para el control de *Prodenia litura* (F.) en cultivos de algodón, en Estados Unidos para el control del barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Hubner), y en Estados Unidos y algunas regiones de Centroamérica y Sudamérica para el control de *Diatraea saccharalis* (F.) en caña de azúcar. Finalmente, se presenta en ese trabajo la posibilidad de usar

Trichogramma para el control de *Oxydia* en florestas de coníferas. Para el control de huevos del medidor gigante del ciprés, Madrigal *et al.* (1984b) presentaron a *Trichogramma beckeri* como nuevo parasitoide con potencial para el control de esa plaga en florestas de ciprés y pino pátula. Sin embargo, Amaya (1998) argumenta que esta especie fue mal identificada porque no existen evidencias de la presencia de la misma en Sudamérica.

Amaya y Zenner (1976) presentaron nuevos aspectos de *Trichogramma*, como la identificación de las especies presentes en Colombia a partir de estudios morfológicos de la genitalia del macho, así como también aspectos biológicos para tener en cuenta en la cría y evaluación de la eficiencia de *Trichogramma* spp. en campo. Ruíz y García (1977) cuantificaron los niveles de parasitismo que se presentaban en cultivos de caña de azúcar para el control de *Diatraea saccharalis* (F.) en función de la temperatura, la precipitación y de la edad del cultivo. En este trabajo se concluye que los índices más altos de parasitación se alcanzan en épocas de baja precipitación y que la temperatura no ejerce gran influencia sobre estos. También, señalan que los índices de parasitismo aumentan en función de la edad del cultivo de la caña, probablemente porque las plantas altas ejercen una barrera contra el viento y facilitan una mayor eficiencia de las avispas. Con relación a las especies de *Trichogramma* presentes en cultivos de caña de azúcar, Gómez *et al.* (1996) reconocieron más recientemente dos especies del parasitoide que han sido reportadas parasitando huevos de *Diatraea*. Los autores presentan una clave para la identificación de *Trichogramma autopovirilia*, *T. fuentesi* y de *T. exiguum*, que han sido encontradas atacando de manera natural en el campo. De igual forma, incluyen a *T. pretiosum*, la cual ha sido criada y liberada comercialmente. Además, Gómez *et al.* (1996) recomiendan en su trabajo la cría masiva de *T. exiguum* para el control de *Diatraea* spp., ya que individuos de dicha especie fueron los únicos observados parasitando huevos de la plaga en campo, independientemente de la especie de *Diatraea*. Inmediatamente después, Díaz (1996) presenta aspectos de la biología de *T. exiguum*, necesarios para iniciar la cría masiva de esta especie parasitoide. En estudios publicados por Hallman (1979b) se presentan datos que relacionan los niveles de parasitismo de *Trichogramma* con la densidad de tricomas presentes en hojas de diferentes plantas hospederas y con las masas de huevos de diferentes lepidópteros.

Trichogramma lopezandinensis es una especie nativa descrita por Sarmiento (1993) a partir de avispas emergidas de huevos de la mariposa *Colias dimera* Doubleday y Hewitson (Lepidoptera: Pieridae), recolectados a alturas superiores a los 2.800 msnm. Este hecho es importante porque sería el primer registro de individuos del género *Trichogramma* capaces de parasitar a este nivel altitudinal,

cuando los demás registros mundiales han sido de alturas más bajas. Posteriormente, Rincón (1999) realizó estudios de esta especie para evaluar su grado de control sobre la polilla guatemalteca de la papa, *Tecia solanivora* Povolny. La posibilidad de utilizar estas avispas en otros cultivos como hortalizas y frutales también fue estudiada por Yepes (1995).

Superfamilia Chrysidoidea

Familia Bethyridae

A diferencia de otras familias mencionadas en este trabajo, las cuales pertenecen al grupo «Parasitica», encontramos a los Bethyridae entre las especies más primitivas de Aculeata.

Cephalonomia stephanoderis Betrem y *Prorops nasuta* Waterston fueron introducidas en Colombia por el Centro Nacional de Investigaciones del Café-Cenicafé, entre 1988 y 1990 provenientes de África, a través de envíos sucesivos de los laboratorios de cuarentena del Centro Internacional de Control Biológico localizado en Londres (Cárdenas 1995; Orozco 1995). Según Cárdenas (1995), se establecieron laboratorios de cría de *C. stephanoderis* en Ancuyá y luego en Sandoná (Nariño), en Vegachí y luego en Medellín (Antioquia), en Garzón y luego en Gigante (Huila), en Ansermanuevo (Valle) y en Chinchiná (Caldas).

Cephalonomia stephanoderis y *P. nasuta* son los betílidos más ampliamente estudiados, con el patrocinio de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, como una herramienta para el control integrado de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari). Por ejemplo, se evaluó el efecto de *P. nasuta* sobre poblaciones de la broca en cafetales de Nariño (Bacca 1999) y el efecto de diferentes insecticidas y patógenos sobre poblaciones del parasitoide (Mejía *et al.* 2000). Sin embargo, *C. stephanoderis* es la especie que se ha utilizado con mayor frecuencia en programas de manejo integrado de la broca en Colombia. Benavides (1993), Benavides *et al.* (1994), Aristizábal (1995), Aristizábal *et al.* (1996) y Salamanca (2001) evaluaron la capacidad de regulación de *C. stephanoderis* sobre poblaciones de la broca del café en cafetales de Nariño, en la zona cafetera y en Ricaurte (Boyacá). Posteriormente, se evaluó el efecto de varios insecticidas sobre individuos de *C. stephanoderis* con el fin de determinar aquellos que eran más compatibles con las avispas, para el diseño de un programa de manejo integrado (Guzmán 1996; Riascos 1996). Después de esos estudios se inició un programa de cría masiva de *C. stephanoderis* para permitir su suministro constante. Por lo anterior, se realizó una serie de estudios para la cría masiva sobre broca obtenida de café pergamino seco (Benavides y Portilla 1990;

Portilla y Bustillo 1995; Bustillo *et al.* 1996) y sobre broca obtenida de dietas artificiales (Portilla 1999). También se realizaron estudios en campo relacionados con la cuantificación de la actividad depredadora de *C. stephanoderis* sobre estados inmaduros de la broca (Aristizábal *et al.* 1998).

El uso de *C. stephanoderis* y *P. nasuta* también ha sido evaluado mediante modelos matemáticos desarrollados por Gutierrez *et al.* (1998). Las simulaciones han demostrado que estas dos especies de parasitoides tienen pocas posibilidades de control de la broca en condiciones de campo en Brasil, aún bajo liberaciones inundativas de uno u otro betílido o de los dos simultáneamente.

Vargas (2000) describe avispas del género *Dissomphalus*. Estas avispas son parasitoides de larvas de coleópteros mirmecófilos y barrenadores. Además, las hembras no tienen alas y aparentemente son cargadas por los machos durante su vuelo nupcial (Krombein *et al.* 1979).

Familia Dryinidae

El único registro de parasitoides pertenecientes a la familia Dryinidae en Colombia corresponde a *Haplogonatopus hernandezae* como parasitoide-depredador del saltahoja *Tagosodes orizicolus* (Muir), también conocido como «soga», el cual es vector del virus de la hoja blanca en cultivos de arroz en el Valle, Meta y Tolima (Hernández y Bellotti 1989; García 2000).

Superfamilia Cynipoidea

Familia Cynipidae

Los parasitoides de esta familia son generalmente endoparasitoides de larvas de Diptera y pupan dentro de los puparios de su hospedero. Muchos son formadores de agallas. En la Sabana de Bogotá han sido observados como parasitoides de minadores (*Liriomyza* spp.) en cultivos de pompón y *Gypsophilla* (llamados como Cynipoidea por Cure *et al.* 1997).

Familia Figitidae

Olarte (1987) reporta avispas de esta familia cuyo género y especie no se determinaron pero que se encontraban parasitando la mosca de las frutas *Anastrepha* spp. en cultivos de guayaba ubicados en Guavatá (Santander). En dicho reporte se menciona que a partir de un pie de cría fue posible

obtener 2.326 individuos de la avispa, los cuales fueron liberados en campo para el control de la plaga. Sin embargo, en este trabajo no se precisa el grado de control que pudo ejercer la liberación del controlador. El mismo autor reporta la introducción (desde Estados Unidos) y liberación de avispas *Trybliographa daci* (Weld) para regulación de esa misma plaga. De 6.601 ejemplares liberados, se recuperó una descendencia de 101 individuos. Sin embargo, no se especifica el grado de control que ejerce este parasitoide sobre las poblaciones de larvas de *Anastrepha* spp. García en su manual ilustrado de control biológico (2000) presenta la fotografía de *Trybliographa* sp. como enemigo natural de pupas de *Hydrellia wirthi* (Korytkowski) en arroz.

Superfamilia Ichneumonoidea

Familia Braconidae

La familia Braconidae tiene una gran importancia en control biológico en todo el mundo. Prefieren los climas cálidos y húmedos, razón por la cual estos parasitoides han sido utilizados con frecuencia en programas de control biológico de grandes cultivos en los trópicos (Gauld y Bolton 1988). La mayor parte de los braconidos son benéficos. Especies de hiperparasitoides en esta familia son poco frecuentes (DeBach y Rosen 1991). La subfamilia más numerosa es Microgastrinae de la cual forma parte el género *Cotesia*. Alguna vez se consideró a Aphidiinae como una familia separada, pero ahora es una subfamilia bien establecida de Braconidae. Aparte de los Aphelinidae (Chalcidoidea), no hay otro grupo entre los himenópteros parasitoides especializado en atacar áfidos (Krombein *et al.* 1979). Los géneros *Lysiphlebus*, *Aphidius* y *Praon* sobresalen por su importancia como controladores de áfidos en Colombia.

Dentro de la revisión de esta familia vale la pena mencionar los trabajos realizados por Wharton *et al.* (1998), quienes presentan un manual para los géneros del Nuevo Mundo, y Yu *et al.* (2005), con un catálogo y una lista de hospederos.

Monguí *et al.* (1986) y Monguí (1987) describieron y determinaron la duración de los diferentes estadios biológicos del endoparasitoide *Aphidius colemani* Viereck sobre *Myzus persicae* (Sulzer), que infestaba cultivos de crisantemos (*Chrysanthemum morifolium*) mantenidos bajo condiciones de invernadero, en la Sabana de Bogotá. De ese estudio se pudo concluir que el endoparasitoide presenta tres estadios larvales, que su ciclo de vida desde huevo hasta adulto se cumple en un período de aproximadamente 20 días a 21°C y 65% de humedad relativa, y que la

longevidad de los adultos es mayor cuando el régimen de alimentación es a base de miel y agua. Los mismos autores encontraron que el macho se diferencia de la hembra principalmente por su tamaño, el número de segmentos antenales y por la forma del último segmento abdominal. El macho es más pequeño (2.5 mm) que la hembra (2.78 mm), y presenta de 17 a 19 segmentos antenales mientras que la hembra presenta de 14 a 16 y un abdomen fusiforme, puntiagudo en su extremo caudal.

Existen algunos registros del uso de *Apanteles thurberiae* Muesebeck para el control del gusano rosado colombiano *Sacadodes pyralis* Dyar, a partir de estudios iniciados por Luis María Murillo en 1935, en la región algodonera del Río Suárez (Santander) (Valenzuela 1989). Sin embargo, *Apanteles* también ha sido registrado como parasitoide de larvas de otros lepidópteros como *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) en cultivos de maíz (León 1989), de *Omiodes indicata* (Fabricius) en cultivos de soya (García 2000) y de espárragos (Caicedo y Belloti 2002). Específicamente *Apanteles gelechiidivoris* (Marsh) es considerado como el parasitoide más importante para el control biológico natural del cogollero del tomate, *Tuta absoluta* (Meyrick) (= *Scrobipalpuloides*), en cultivos de tomate del Valle del Cauca (García 1989a).

Cotesia congregata (Say) y *Cotesia americana* (Lepeletier) son reportados por Arias y Belloti (1989) como controladores de larvas del gusano cachón de la yuca *Erynnis ello* (L.). Las avispas de este género ovipositan dentro de la larva de la plaga y después de la eclosión se desarrollan alimentándose de ella. Al cabo de 14 a 16 días aparecen unas manchas negras en el cuerpo de la larva hospedera, de las cuales emergen las larvas de la avispa. Una vez afuera, comienzan a formar un tejido blanco algodonoso alrededor del hospedero, en el cual se distribuyen para pupar. De una única larva de *E. ello* pudieron desarrollarse hasta 512 pupas de *Apanteles*. Cinco a seis días después de pupar emergen las avispas. Según Arias y Belloti (1989), en 1978 se liberaron 11 larvas del gusano cachón cubiertas con puparios de *Apanteles*, en campos de yuca del Centro Internacional de Agricultura Tropical —CIAT— infestados por *E. ello*. Sin embargo, los mismos autores anotaron que la principal desventaja observada en *Apanteles* era el alto grado de hiperparasitismo.

Cotesia congregata y *C. americana* son reportadas por Castaño *et al.* (1989) como parasitoides de larvas de *Opsiphanes* spp. en cultivos de plátano y banano, y de larvas de otros lepidópteros no especificados en cultivos de cítricos de Caldas y del Norte del Valle. García (2000) también reporta a *Digonogastra* (= *Iphiaulax*) sp. como uno de los enemigos naturales del gusano canasta del plátano *Oiketicus kyrbyi* Guiling.

Estudios de laboratorio y de campo realizados por Mejía y Moreno (1987) y por Siabatto *et al.* (1989) permitieron

determinar el ciclo de vida y el potencial biológico de la avispa roja *Cardiochiles nigriceps* (Viereck) para el control de *Heliothis virescens* (Fabricius) en el algodón. Se determinó que su ciclo es de aproximadamente 30 días y que, durante sus 20 días de longevidad como adulto, la avispa es capaz de ovipositar hasta 160 huevos. Además, se logró establecer una cría de *C. nigriceps* en condiciones de laboratorio. Siabatto *et al.* (1989) sugirieron que la acción controladora de *C. nigriceps* podría ser complementada con la especie *Microplitis croceipes* (Cresson), la cual recomendaron introducir desde Estados Unidos, por considerarla quizás como el único parasitoide importante de *H. virescens*. Además, sugirieron utilizar otros braconidos presentes en el cultivo de algodón como *Chelonus insularis* (Cresson) para el control de *Spodoptera frugiperda*. *Chelonus insularis* (Cresson) también ha sido registrada atacando larvas de *S. frugiperda* en cultivos de maíz (García 2000), y avispas de los géneros *Meteorus* y *Homolobus* han sido registradas parasitando larvas de *Spodoptera* spp. en cultivos de espárragos (Caicedo y Belloti 2002).

Individuos de los géneros *Chelonus* y *Bracon* se registran respectivamente como parasitoides de huevos y larvas de *Caloptilia* sp., las cuales actúan como barrenadoras de leguminosas forrajeras (Chacón y Calderón 1979). Medina (1988) realizó estudios de *C. insularis* para determinar su ciclo de vida y comportamiento sobre *Spodoptera* spp.

Por otra parte, se han realizado estudios relacionados con los métodos de cría y ciclo de vida de *Bracon kirkpatricki* (Wilkinson) en Colombia (Erazzo 1987). Esta especie es originaria de África Oriental, pero algunos ejemplares fueron importados desde México para el control del picudo del algodón *Anthonomus grandis* (Siabatto *et al.* 1989; Astudillo *et al.* 1993; León y Erazzo 1993). *Diaeretiella rapae* (McIntosh) fue registrada por Ramírez y Zuluaga (1995) como parasitoide de *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), presente en cultivos de algodón en el Valle del Cauca.

Cotesia flavipes (Cameron) ha sido considerada tradicionalmente como uno de los enemigos naturales más importantes, dentro del arsenal de agentes de control biológico del barrenador *Diatraea* spp. en cultivos de caña de azúcar (Valenzuela 1989). Según Mendoca (1977), citado en Gaviria (1989), *C. flavipes* es originario del Japón y fue introducido en la India, Pakistán, Ceilán, Filipinas, Islas Mauricias y Reunión, para el control de los taladradores de arroz, pero especialmente para el control de *Diatraea* spp. en caña de azúcar. Su primera introducción al continente americano se realizó desde la India hacia Florida (EEUU) en 1963. Según Gaviria (1989), en Colombia fue introducida por primera vez en 1970, procedente de Trinidad, por segunda vez en 1975, procedente de la misma isla y por tercera vez, en 1981, procedente directamente de Pakistán. Las múltiples introducciones se explican por la pobre recuperación de la avispa después de sus liberaciones en el campo, a razón de

1.000 avispas/ha en cultivos de caña del Valle del Cauca, y Santander. El mismo autor menciona que la adaptación de *C. flavipes* fue temporal en los cultivos de caña de azúcar del Valle del Cauca mientras que en el mismo cultivo en Santander se logró su establecimiento permanente.

Los parasitoides *Exasticolus fuscicornis* (Cameron) y *Chelonus insularis* (Cresson) han sido reportados como controladores biológicos de larvas de *Spodoptera frugiperda* en cultivos de maíz (León 1989 y Segura 1989). Larvas de otros lepidópteros que se presentan en cultivos de soja como *Anticarsia gemmatilis* (Hübner) son parasitadas por *Glyptapanteles* sp. (García 1989b; Rodríguez 1994; García 2000), y las de *Pseudoplusia includens* (Walker) y *Trichoplusia* sp. son parasitadas por *Meteorus laeviventris* Wesm (García 1989b).

Meteorus laphygmae (Viereck) es una de las especies de la familia Braconidae que ha recibido atención en diferentes estudios de control biológico en el país. López-Ávila (1981) realiza estudios sobre su biología y establece que este es un parasitoide para el control de *S. frugiperda* en maíz. León (1989) considera que es el principal parasitoide del cogollero del maíz porque alcanza los mayores porcentajes de control y tiene acción durante todo el desarrollo del cultivo. Ortigón *et al.* (1988) se refieren a estudios en los que se establecen métodos para la cría de *M. laphygmae* y se determina que el parasitoide registra mayor actividad en las horas crepusculares y nocturnas. También reportan parasitismo de *M. laphygmae* sobre *Spodoptera* spp. en semilleros de algodón y sorgo bajo condiciones de confinamiento. Se han realizado otros estudios para el control de la misma plaga con *M. laphygmae* en cultivos de algodón y sorgo (Segura 1989; Siabatto *et al.* 1989; García 2000).

Para el control biológico del pulgón amarillo *Sipha flava* (Forbes) en caña de azúcar, Gómez (1989) citado en Gaviria (1989), reporta altos niveles de parasitismo de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) en casas de malla, pero marcada ausencia del parasitoide en condiciones de campo. A su vez, *L. testaceipes* también ha sido reportado como enemigo natural de las plagas que afectan los cultivos de cítricos (Castaño *et al.* 1989) y de aguacate (García 2000). Ramírez y Zuluaga (1995) reportan a *L. testaceipes* como parasitoide de *Toxoptera aurantii* (Boyer de Fonscolombe) en cítricos y a *Lysiphlebus* sp. sobre *Aphis illinoisensis* (Schiner), en cultivos de vid, y sobre *Aphis gossypii* (Glover), en cultivos de algodón del Valle del Cauca. En este último trabajo se realizaron estudios para determinar la duración de su ciclo de vida en condiciones de laboratorio y para determinar niveles de parasitación tanto en campo como en laboratorio.

Lee *et al.* (1999, 2000) reportan a *Chelonus* sp. y *Pholotesor* sp. como parasitoides de larvas de tortrícidos, y a *Aphidius* sp. y *Praon* sp. como parasitoides de áfidos

presentes en diferentes etapas de la fenología de árboles y arbustos, como abutilón (*Abutilon* pos. *striatum*), aliso (*Alnus acuminata*), chicalá (*Tecoma stans*), jazmín (*Pittosporum undulatum*), sauco (*Sambucus mexicana*) y tibar (*Escallonia paniculata*).

En cultivos de rosa bajo invernadero fueron encontradas poblaciones de *Praon* pos. *occidentale* Baker ejerciendo un buen control natural del áfido *Macrosiphum euphorbiae*. Por lo anterior, se realizaron estudios de biología y hábitos de dicha especie con miras a utilizarla como potencial controlador en la Sabana de Bogotá (Arias 2003; Aragón 2004).

Un registro importante en la literatura es el de *Perilitus coccinellae* (Schrank) como parasitoide de *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae), la cual actúa como depredadora de ninfas y adultos de áfidos en cultivos de papa (Vergara 1989; Sáchica 1984 en Vergara 1989). La entomóloga Nora Ruiz (q.e.p.d.) en trabajo no publicado describe el proceso de parasitismo, el cual se inicia con la oviposición del parasitoide cuando *Eriopis* se encuentra en el cuarto instar larval, en prepupa o en el inicio de la fase de pupa. Además, se reporta que el adulto del coccinélido alcanza a emerger pero es poco móvil y de muy baja capacidad depredadora. La larva del parasitoide emerge por el orificio anal del depredador, es de color amarillo y de unos 3.5 mm de largo. Se encorva hacia las patas del coleóptero donde empieza a formar un capullo en el que queda atrapado el depredador hasta que muere por la emergencia del parasitoide.

Cure y Cantor (1997) registran la introducción de *Dacnusa sibirica* (Telenga) como complemento del control biológico de larvas de *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard), en cultivos de ornamentales en la Sabana de Bogotá.

Castaño *et al.* (1989) reportan a *Opius* sp. como parasitoide de las moscas de las frutas *Anastrepha*, en cítricos, mientras que León y Campos (1999), reportan a *Allobraccon* sp. como parasitoide de *Phyllocnistis citrella* (Stainton), en cítricos localizados en los Llanos Orientales de Colombia.

Olarte (1987) realizó liberaciones de enemigos naturales importados desde Estados Unidos, con el fin de regular poblaciones de la mosca de la fruta *Anastrepha* spp. en guayaba. Reporta la liberación de 13.413 individuos de *Biosteres longicaudatus* (Ashmead), 5.519 de *Opius concolor* (Szepliegiti) y 1.035 de *Biosteres tryoni* (Cameron).

Familia Ichneumonidae

A pesar del elevado número de especies reportadas (cerca del 20% de todos los parasitoides descritos), la información sobre introducciones exitosas de estos himenópteros para el control biológico de plagas es muy poca (DeBach y Rosen 1991).

Cryptophion sp. es relacionado por Arias y Belloti (1989) como parte de los enemigos naturales utilizados para el control biológico del gusano cachón de la yuca. Sin embargo, no se precisa si este parasitoide ha sido utilizado en Colombia.

Gaviria (1989) reporta que icneumonidos del género *Itopectis* fueron introducidos en 1970, provenientes de Trinidad y Tobago, para el control biológico de *Diatraea* spp. en cultivos de caña, maíz y sorgo.

Para el control de larvas presentes en cultivos de frijol y soya, ha sido reportada *Microcharops bimaculata* (Ashmead) y *Carionodes* sp. parasitando *Anticarsia gemmatilis*, y avispas del género *Toxophoroides* parasitando larvas de *Omiodes indicata* en cultivos de soya (García 1989b, 2000). Así mismo, para el control de *Rupela albinella* (Cramer) en cultivos de arroz, se encontraron altos índices de parasitismo de *Strabotes abdominalis obscurus* (Zwart) y *Trathala* sp., los cuales variaron entre 64% y 71% (Cardona y González 1979).

Estudios de Hallman (1979a), dedicados a reconocer la artropofauna asociada a diferentes cultivos de la zona cálida del Tolima central, reportan la incidencia de *Eiphosoma* sp. parasitando hasta en un 15% larvas de *Hymenia recurvalis* (F.), que se encontraban infestando plantas de *Amaranthus* spp. durante todo el año. El mismo autor reporta individuos de *Eiphosoma* parasitando dos enrolladores de la familia Pyralidae no identificados y que se encontraban en *Mimosa pigra*.

Superfamilia Platygastroidea

Familia Platygastriidae

T. Arias-Penna (2004) presenta un reconocimiento faunístico de esta familia en Colombia. *Allotropia* sp. es reportado por Castillo y Belloti (1989) como parasitoide poco frecuente de *P. manihoti*, en cultivos de yuca. Sin embargo, no se precisa la utilización de estos parasitoides en Colombia.

Ejemplares de *Amitus fuscipennis* (MacGown y Nebeker) fueron reportados como parasitoides, atacando ninfas de mosca blanca presentes en abutilón (*Abutilon* prob. *striatum*), jazmín (*Pittosporum undulatum*) y sauco (*Sambucus mexicana*), los cuales eran árboles y arbustos utilizados como cercas vivas en cultivos de ornamentales de la Sabana de Bogotá (Lee *et al.* 1999, 2000), y también en cultivos como yuca, papa, frijol, tomate y otras hortalizas de Colombia y Ecuador (Quintero *et al.* 2001). Sobre la biología

de este parasitoide Sacramento *et al.* (1994) y García y Monroy (1995) ya habían descrito algunos aspectos básicos, como la identificación morfológica de sus diferentes estadios biológicos inmaduros y adultos, potencial reproductivo, longevidad e identificación de instares preferidos de ninfas de mosca blanca para iniciación de crías masivas. Medina *et al.* (1994) estudiaron la biología del mismo parasitoide pero bajo diferentes condiciones ecológicas, en el municipio de Rionegro (Antioquia). Sin embargo, De Vis (2001) realizó contribuciones sobre la biología de *A. fuscipennis* en condiciones de laboratorio y de invernadero, para el control de mosca blanca en cultivos de tomate en Colombia, con el fin de evaluar el potencial de este parasitoide como alternativa al control biológico tradicional (con parasitoides introducidos). Manzano *et al.* (2003) estudiaron la capacidad de búsqueda de *A. fuscipennis* sobre ninfas de *T. vaporariorum*, en plantas de frijol bajo condiciones de invernadero.

Familia Scelionidae

En 1967 se registra el primer caso exitoso del control biológico del gusano cabrito de la caña de azúcar, *Caligo ilioneus*, con *Telenomus* sp. en cultivos del Valle del Cauca (Valenzuela 1989). En 1976 se reportó otro caso exitoso con la introducción de *Telenomus alsophilae* para el control de *Oxydia trychiata*, plaga que amenazaba las reforestaciones de pinos en Colombia (Bustillo 1976, 1977; Drooz *et al.* 1977). Gracias al éxito del control de *O. trychiata* con *T. alsophilae*, se generó una serie de trabajos dedicados a la implementación de métodos de cría masiva del parasitoide sobre *O. trychiata* y *S. frugiperda*, para liberaciones de estas avispas en campos infestados (Bustillo 1978; Mejía y Bustillo 1987; Alvarez y García 1995; Najjar y Samacá 1999).

Estudios de Hallman (1979a) realizados con el fin de encontrar asociaciones entre plantas, fitófagos y enemigos naturales de diferentes áreas de la zona cálida del Tolima central, reportan individuos del género *Telenomus* parasitando, hasta en un 50%, larvas de *Captosilia eubule* que se encontraban defoliando cuatro especies del género *Cassia*. Individuos de *Telenomus* fueron reportados por el mismo autor parasitando posturas de la chinche *Niesthrea sidae*, en plantas de *Sida* cerca *glutinosa*.

Telenomus sphingis es otro parasitoide de huevos que tiene mucha importancia por su especificidad al gusano cachón de la yuca *E. ello* (Arias y Belloti 1989). En otros cultivos también se han reportado casos de parasitismo por

individuos del género *Telenomus*. En plátano y banano, huevos de *Opsiphanes* son parasitados por *Telenomus* sp. (Castaño *et al.* 1989), en soya, huevos de *Piezodorus guildini* (West) son parasitados por *Telenomus podisi* (García 1989b), en maíz, *Spodoptera frugiperda* ha sido parasitada por *Telenomus* posible *remus* (Rojas y García 1995, García 2000) y *Rupella albinella* ha sido parasitada por *Telenomus rowani* (Gahan) en cultivos de arroz (García 2000).

Superfamilia Proctotrupoidea

Familia Diapriidae

En la familia Diapriidae solo se encuentra el registro de *Trichopria* sp. como resultado de un reconocimiento adelantado por Olarte (1987), con el propósito de implementar un programa de control de *Anastrepha* spp. en cultivos de guayaba, en el municipio de Guavatá (Santander). Los especímenes colectados de *Trichopria* sp. fueron llevados al laboratorio con el fin de iniciar una colonia y multiplicarlos para una posterior liberación en campo. De esta cría fueron liberados 639 individuos de los cuales se recuperaron 217 en muestreos posteriores a la

liberación. Sin embargo, no se reporta ningún índice de control de estas avispa sobre larvas de la plaga.

Superfamilia Vespoidea

Familia Scoliidae

Este grupo, al igual que los Bethyidae, forma parte de Aculeata. Caicedo y Belloti (2002) reportaron parasitismo en larvas de coleópteros («chisas»), presumiblemente de la familia Scarabaeidae, por avispa de la especie *Campsomeris dorsata* (F.) en cultivos de espárrago del Valle del Cauca.

Agradecimientos

A Dimitri Forero, Eduardo Flórez y Fernando Fernández, por la invitación a participar en la presente obra. A los revisores del capítulo quienes contribuyeron con las aclaraciones sobre aspectos taxonómicos importantes.

Tabla 8.1. Listado de Hymenoptera «Parasítica» reportados en Colombia como agentes de control biológico de plagas. (1) Posada y García (1976); (2) Zucchi y Monteiro (1997); (3) Amaya (1998); (4) Campos (2001a, b), (5) Rincón y López (1999), los demás reportes se encuentran referenciados dentro del texto.

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
CERAPHRONOIDEA				
Megaspilidae	<i>Dendrocerus</i> sp.			Árboles y arbustos utilizados como cercas vivas.
CHALCIDOIDEA				
Aphelinidae	<i>Aphelinus mali</i>	<i>Eriosoma lanigerum</i>	Hemiptera: Eriosomatidae	Manzano
	<i>Aphelinus</i> sp.	<i>Sacadoses pyralis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Aphelinus</i> sp.	<i>Aphis gossypi</i>	Hemiptera: Aphididae	Algodón
	<i>Aphelinus</i> sp.	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	Hemiptera: Aphididae	Tomate
	<i>Aphelinus</i> sp.	Afidos en general	Hemiptera: Aphididae	Árboles y arbustos de cercas vivas
	<i>Coccophagus</i> sp.	<i>Unaspis citrii</i>	Hemiptera: Diaspidae	Cítricos
	<i>Coccophagus</i> sp.	<i>Saissetia</i>	Hemiptera: Coccidae	Cítricos
	<i>Encarsia hispida</i>	<i>Aleurotrachelus socialis</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	Yuca
	<i>Encarsia nigricephala</i> (1)	<i>Bemisia</i> sp.	Hemiptera: Aleyrodidae	
	<i>Encarsia</i> sp.	<i>Dialeurodes citrii</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	Cítricos
	<i>Eremocerus californicus</i>	<i>Aleuroacanthus woglumi</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	Cítricos
	<i>Eremocerus californicus</i>	<i>Aleurothrixus howardii</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	
	<i>Metaphycus</i> sp.	Mosca blanca	Hemiptera: Aleyrodidae	
Chalcididae	<i>Brachymeria annulata</i> (1)	<i>Brachmia</i> sp.	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Brachymeria comitator</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Brachymeria orseis</i> (1)	<i>Bocchoropsis pharaxalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Brachymeria</i> sp.	<i>Opsiphanes</i> sp.	Lepidoptera: Brassolidae	Plátano, banano
	<i>Ceratostigma immaculata</i> (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Ceratostigma</i> sp. (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Conura hirtifemora</i> (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Conura nigrifrons</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Conura octomaculata</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Conura</i> sp. cerca <i>delicata</i> (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Conura</i> sp.	<i>Opsiphanes</i> sp.	Lepidoptera: Brassolidae	Plátano, banano
	<i>Conura</i> sp. (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Conura</i> sp. (1)	<i>Diaphania hyalinata</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Dirhinus giffardii</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
Encyrtidae	<i>Acerophagus coccois</i>	<i>Phenacoccus madeirensis</i>	Hemiptera: Pseudococcidae	Yuca
	<i>Acerophagus coccois</i>	<i>Phenacoccus herreni</i>	Hemiptera: Pseudococcidae	Yuca
	<i>Anagyrus insolitus</i>	<i>Phenacoccus madeirensis</i>	Hemiptera: Pseudococcidae	Yuca
	<i>Apsilophrys</i> sp. (1)	<i>Dichomeris</i> sp.	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Coccidencyrthus</i> sp. (1)	<i>Aleurothrixus floccosus</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	Soya
	<i>Copidosoma truncatellum</i>	<i>Pseudoplusia includens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Copidosoma truncatellum</i>	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Tomate de árbol
	<i>Copidosoma truncatellum</i>	<i>Neoleucinodes</i> sp.	Lepidoptera: Pyralidae	Yuca
	<i>Epidinocarsis diversicornis</i>	<i>Phenacoccus herreni</i>	Hemiptera: Pseudococcidae	
	<i>Ooencyrtus</i> sp. (1)	<i>Triozoida silvestris</i>	Hemiptera: Psyllidae	
Eulophidae	<i>Prochiloneurus</i> sp. (1)	<i>Aleurodicus pulvinatus</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	
	<i>Psyllaephagus</i> sp. (1)	<i>Triozoida silvestris</i>	Hemiptera: Psyllidae	
	<i>Aceratoneuromyia indica</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Cirrospilus</i> sp.	<i>Phyllocnistis citrella</i>	Lepidoptera: Gracillariidae	Cítricos
	<i>Closterocerus</i> sp.	<i>Liriomyza</i> sp.	Diptera: Agromyzidae	Crisantemo
	<i>Closterocerus</i> sp. (1)	<i>Leucoptera coffeella</i>	Lepidoptera: Lyonetiidae	
	<i>Diglyphus begini</i>	<i>Liriomyza huidobrensis</i>	Diptera: Agromyzidae	Crisantemo, <i>Gypsophila</i>
	<i>Diglyphus</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Elachertus</i> sp.	<i>Glena bisulca</i>	Lepidoptera: Geometridae	Ciprés
	<i>Elasmus maculatus</i> (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Eulophidea</i> sp.	<i>Aleurodicus giganteus</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	
	<i>Euparacrias</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Euparacrias</i> sp.	<i>Liriomyza</i> spp.	Diptera: Agromyzidae	Arvenses
	<i>Euplectrus comstockii</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Euplectrus</i> n.sp. cerca comstockii	<i>Anticarsia gemmatilis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Euplectrus plathypenae</i>	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Euplectrus plathypenae</i>	<i>Pseudoplusia includens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Euplectrus plathypenae</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Euplectrus puttleri</i>	<i>Erimys ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Plátano, yuca
	<i>Euplectrus puttleri</i>	<i>Anticarsia gemmatilis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Euplectrus</i> sp.	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Sorgo, maíz
	<i>Galeopsomyia</i> sp.	<i>Phyllocnistis citrella</i>	Lepidoptera: Gracillariidae	Cítricos
	<i>Horismenus</i> sp.	<i>Phyllocnistis citrella</i>	Lepidoptera: Gracillariidae	Cítricos
	<i>Horismenus</i> sp. (1)	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya y maíz

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Horismenus</i> sp. (1)	<i>Glena bisulca</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Horismenus</i> sp. (1)	<i>Triozoida silvestris</i>	Hemiptera: Psyllidae	
	<i>Pedobius furvus</i>	<i>Diatraea</i> spp.	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar, maíz, sorgo
	<i>Phymastichus coffea</i>	<i>Hypothenemus hampei</i>	Coleoptera: Scolytidae	Café
	<i>Tetrastichus fasciatus</i> (1)	<i>Cecidomyia</i> sp.	Diptera: Cecidomyiidae	
	<i>Tetrastichus</i> sp. (1)	<i>Triozoida silvestris</i>	Hemiptera: Psyllidae	
	<i>Tetrastichus</i> sp. (1)	<i>Cecidomyia</i> sp.	Diptera: Cecidomyiidae	
	<i>Zagrammosoma multiligneatum</i>	<i>Phyllocnistis citrella</i>	Lepidoptera: Gracillariidae	Cítricos
Eupelmidae	<i>Anastatoidea</i>	<i>Caloptilia</i> sp.	Lepidoptera: Gracillariidae	Leguminosas forrajeras
	<i>Cryptophion</i> sp.	<i>Erynus ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Yuca
	<i>Microgaster flaviventris</i>	<i>Erynus ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Yuca
Mymaridae	<i>Alaptus</i> sp. (1)	<i>Tropidaspis carinata</i>	Hemiptera: Membracidae	
	<i>Anagrus</i> sp.	<i>Perkinsiella saccharicida</i>	Hemiptera: Delphacidae	Caña de azúcar
	<i>Anagrus</i> sp.	<i>Tagosodes oryzicolus</i>	Hemiptera: Delphacidae	Arroz
	<i>Anagrus</i> sp.	<i>Empoasca traeneri</i>	Hemiptera: Cicadellidae	Frijol
	<i>Anagrus</i> sp. (1)	<i>Tagosodes oryzicolus</i>	Hemiptera: Delphacidae	
Perilampidae	<i>Perilampus</i> sp. (1)	<i>Stenoma catenifer</i>	Lepidoptera: Stenomidae	
Pteromalidae	<i>Anisopteromalus calandrae</i> (1)	<i>Sitotroga cerealella</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Callitula</i> sp. (1)	<i>Triazoda silvestris</i>	Hemiptera: Psyllidae	
	<i>Habrocytus cerealellae</i> (1)	<i>Sitotroga cerealella</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Halticoptera</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Toxumella albipes</i> (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Toxumella</i> sp. (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
Trichogrammatidae	<i>Trichogramma beckeri</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trichogramma benneti</i> (3)			
	<i>Trichogramma caliposi</i> (3)			
	<i>Trichogramma colombiensis</i> (2)	<i>Heliothis</i> spp.	Lepidoptera: Noctuidae	Yuca
	<i>Trichogramma colombiensis</i> (2)	<i>Erinnys ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	
	<i>Trichogramma colombiensis</i> (2)	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Maíz
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Alabama argillacea</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Diatraea indigenella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Diatraea rosa</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Dichomeris</i> sp.	Lepidoptera: Pyralidae	Sorgo
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Erinnys ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Yuca

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Frijol
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Neoleucinodes elegantalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Tomate
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Pococera atramentalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Sorgo
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Sacadodes pyralis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Trichogramma exiguum</i> (2)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	Tomate
	<i>Trichogramma lopezandiniensis</i>	<i>Colias dimera</i>	Lepidoptera: Pieridae	Trébol (<i>Trifolium repens</i>)
	<i>Trichogramma lopezandiniensis</i> (5)	<i>Phthorimaea operculella</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	Papa
	<i>Trichogramma lopezandiniensis</i> (5)	<i>Tecia solanivora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	Papa
	<i>Trichogramma lopezandiniensis</i> (2)	<i>Copitarisia consueti</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Papa
	<i>Trichogramma minutum</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trichogramma perkinsi</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Alabama argillacea</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Diatraea indigenella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Neoleucinodes elegantalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Tomate
	<i>Trichogramma pretiosum</i> (2)	<i>Sacadodes pyralis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Trichogramma semifumatum</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trichogramma</i> sp. (1)	<i>Diatraea</i> spp.	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trichogramma</i> sp. (1)	<i>Sitotroga cerealella</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Trichogramma stampae</i> (2)	<i>Chlosyne saundersii</i>	Lepidoptera: Nymphalidae	Girasol
CHRYSIDOIDEA				
Bethylidae	<i>Cephalonomia stephanoderis</i>	<i>Hypothenemus hampei</i>	Coleoptera: Scolytidae	Cafetales
	<i>Parasierola nigrifemur</i> (1)	<i>Tuta</i> sp. pos. <i>isochlora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Prorops nasuta</i>	<i>Hypothenemus hampei</i>	Coleoptera: Scolytidae	Cafetales
Dryinidae	<i>Haplogonatopus hernandezae</i>	<i>Tagosodes oryzicolus</i>	Hemiptera: Delphacidae	Arroz
CYNIPOIDEA				
Figitidae	No identificado	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Trybliographa daci</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Trybliographa</i> sp.	<i>Hydrellia wirthi</i>	Diptera: Ephydriidae	Arroz

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
ICHNEUMONOIDEA				
Braconidae				
	<i>Alabagrus stigma</i> sp. (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Alabagrus</i> sp.(4)		Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Aleiodes</i> sp. (4)		Lepidoptera: Noctuoidea,	
			Geometroidea, Arctioidea	
			Sphingoidea	
	<i>Aliolus</i> sp. (4)		Coleoptera: Cerambycidae	
			Curculionidae, Mordellidae	
	<i>Alphomellon</i> sp. (4)		Lepidoptera: Hesperidae	
	<i>Alysia</i> sp. (4)		Diptera: Anthomyiidae,	
			Tephritidae, Calliphoridae,	
			Muscidae, Sarcophagidae,	
			Heleomyzidae	
	<i>Apanteles carpatus</i> (1)	<i>Stenoma catenifer</i>	Lepidoptera: Stenomidae	
	<i>Apanteles diatraeae</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Apanteles gelechiidivoris</i> (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	Tomate
	<i>Apanteles thurberiae</i>	<i>Sacadodes pyralis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Apanteles</i> sp.	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Maíz
	<i>Apanteles</i> sp.	<i>Spodoptera</i> spp.	Lepidoptera: Noctuidae	Espárragos
	<i>Apanteles</i> sp.	<i>Omiodes indicata</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Soya, espárragos
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Glena bisulca</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Parasa</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Thosea</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Jocara subcarvalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Syllepsis</i> sp.	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Eulia</i> sp.	Lepidoptera: Tortricidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Phthorimaea</i> sp.	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Plutella maculipennis</i>	Lepidoptera: Yponomeutidae	
	<i>Apanteles</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Aphaereta</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Calyptratae	

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Aphidius</i> sp.	Áfidos en general	Hemiptera: Aphididae	Tomate, árboles y arbustos
	<i>Aphidius</i> sp. (4)	No identificado	Hemiptera: Aphididae, Thelaxidae, Drepanosiphidae	
	<i>Aridelus</i> sp. (4)	No identificado	Hemiptera: Pentatomidae	
	<i>Asobara</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Drosophilidae, Sepsidae, Tephritidae	
	<i>Aspilota</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Phoridae, Platypezidae	
	<i>Atanycolus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Cerambycidae, Buprestidae	
	<i>Baeacis</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Anobiidae, Cerambycidae	
	<i>Bassus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Gelechiidae, Noctuidae, Pyralidae, Tortricidae, Tineidae, Coleophoridae	
	<i>Bentonia</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Biosteres longicaudatus</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Biosteres tryoni</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Blacus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera	
	<i>Bracon hebetor</i> (1)	<i>Sitotroga cerealella</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Bracon kirkpatricki</i>	<i>Anthonomus grandis</i>	Coleoptera: Curculionidae	Algodón
	<i>Bracon</i> sp.	<i>Caloptilia</i> sp.	Lepidoptera: Gracillariidae	Leguminosas forrajeras
	<i>Bracon</i> sp. (1)	<i>Antigastra catalaunalis</i>	Lepidoptera: Megalopygidae	
	<i>Bracon</i> sp. (1)	<i>Tuta</i> sp. pos. <i>isochlora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Bracon</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Lepidoptera, Coleoptera, Diptera	
	<i>Capitoni</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae	
	<i>Cardiophiles nigricaps</i>	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Cardiophiles</i> sp. (1)	<i>Diaphania</i> sp.	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Cenocoelius</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae, Cerambycidae, Buprestidae, Scolytidae	

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Centistes</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae	
	<i>Cervellus</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Coleoptera	
	<i>Chelonus insularis</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Maíz, algodón
	<i>Chelonus</i> sp.	<i>Caloptilia</i> sp.	Lepidoptera: Gracillariidae	Leguminosas forrajeras
	<i>Chelonus</i> sp.	No identificado	Lepidoptera: Tortricidae	
	<i>Chelonus</i> sp. (1)	<i>Parayelois transitella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Chelonus</i> sp. (1)	<i>Tuta</i> sp. pos. <i>isochlora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Chelonus</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Chelonus</i> sp. (1)	<i>Gynandrosoma</i> sp.	Lepidoptera: Aegeriidae	
	<i>Chelonus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Chelonus texanus</i> (1)	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Choreborogas</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Lyonetiidae	
	<i>Clinocentrus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Tortricidae	
	<i>Compsobracon</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	Yuca
	<i>Cotesia americana</i>	<i>Erynnis ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Plátano, banano, cítricos
	<i>Cotesia americana</i>	<i>Opsiphanes</i> sp.	Lepidoptera: Brassoliidae	Yuca
	<i>Cotesia congregata</i> (= <i>Cotesia congregatus</i>)	<i>Erynnis ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	
	<i>Cotesia congregata</i> (= <i>Cotesia congregatus</i>)	<i>Opsiphanes</i> sp.	Lepidoptera: Brassoliidae	Plátano, banano, cítricos
	<i>Cotesia flavipes</i>	<i>Diatraea</i> spp	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar
	<i>Cotesia</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera	
	<i>Cremmops</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Cyanopterus</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Coleoptera y Lepidoptera	
	<i>Cyclaulacidea</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Bruchidae, Curculionidae	
	<i>Dacnusa sibirica</i>	<i>Liriomyza huidobrensis</i>	Diptera: Agromyzidae	<i>Gypsophila paniculata</i> , Aster
	<i>Diaeretiella rapae</i>	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	Hemiptera: Aphididae	Algodón
	<i>Digonogastra</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Coleoptera y Diptera	
	<i>Digonogastra</i> (= <i>Iphiaulax</i>) sp.	<i>Oiketicus kyrbyi</i>	Lepidoptera: Psychidae	Plátano
	<i>Digonogastra</i> (= <i>Iphiaulax</i>) sp. (1)	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Digonogastra</i> (= <i>Iphiaulax</i>) sp. (1)	<i>Oiketicus</i> sp.	Lepidoptera: Psychidae	
	<i>Dinocampus coccinellae</i>	<i>Eriopsis connexa</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Papa
	<i>Dolichogenidea</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera	
	<i>Dolichozele</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Arctiidae	
	<i>Doryctobracon</i>	No identificado	Diptera: Tephritidae	
	<i>Earinus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Gracillariidae, Tineidae, Noctuidae, Geometridae, Coleophoridae, Tortricidae	
	<i>Eubazus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae, Bruchidae	
	<i>Euphoriella</i> sp. (4)	No identificado	Psocoptera	
	<i>Exasticolus fuscicornis</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Maíz
	<i>Exasticolus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Lasiocampidae	
	<i>Fornicia</i> sp. (1)	<i>Phobetron hipparchia</i>	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Glyptapanteles</i> sp.	<i>Anticarsia gemmatilis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Gnathopleura</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae	
	<i>Habrobracon</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Coleoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera	
	<i>Heterospilus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera:	
	<i>Homolobus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae, Geometridae	
	<i>Homolobus</i> sp.	<i>Spodoptera</i> spp.	Lepidoptera: Noctuidae	Espárragos
	<i>Hormius</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Gelechiidae, Tortricidae, Coleophoridae	
	<i>Hymenochaonia</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae, Tortricidae	
	<i>Hypomicrogaster</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera	
	<i>Iconella</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera	
	<i>Leptodrepana</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Plutellidae	
	<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	<i>Sipha flava</i>	Hemiptera: Aphididae	Caña de azúcar
	<i>Lysiphlebus testaceipes</i>	<i>Toxoptera aurantii</i>	Hemiptera: Aphididae	Cítricos

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Lysiphlebus</i> sp.	<i>Aphis illinoensis</i>	Hemiptera: Aphididae	Vid
	<i>Lysiphlebus</i> sp.	<i>Aphis gossypi</i>	Hemiptera: Aphididae	Algodón
	<i>Lysiphlebus</i> sp. (4)	No identificado	Hemiptera: Aphididae, Anoeciidae	
	<i>Macrocentrus</i> sp. (1)	<i>Epinotia</i> sp.	Lepidoptera: Olethreutidae	
	<i>Marshallia</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Anthicidae	
	<i>Meteorus laphygmae</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón, maíz, sorgo
	<i>Meteorus laphygmae</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Meteorus laeviventris</i>	<i>Pseudoplusia includens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Soya
	<i>Meteorus laeviventris</i> (1)	<i>Trichoplusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Meteorus</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Lepidoptera y Coleoptera	
	<i>Meteorus</i> sp.	<i>Spodoptera</i> spp.	Lepidoptera: Noctuidae	Espárgagos
	<i>Microchelonus</i> sp. (1)	<i>Tuta</i> sp. pos. <i>isochlora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Microcrasis</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Lonchaeidae, Tephritidae	
	<i>Microplitis croceipes</i>	<i>Heliothis virescens</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Algodón
	<i>Microplitis</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae, Sphingidae	
	<i>Microctonus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae	
	<i>Monolexis</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Lycidae, Scolytidae	
	<i>Myosoma</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Nealiohus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae	
	<i>Odontobracon</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Cerambycidae	
	<i>Oenogastra</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Agromyzidae	
	<i>Opius concolor</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Opius</i> sp.	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Cítricos
	<i>Opius</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Agromyzidae, Anthomyiidae, Chloropidae, Drosophilidae, Ephydriidae, Lonchaeidae, Scathophagidae, Tephritidae	

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Pambolus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Buprestidae, Chrysomelidae	
	<i>Pedinotus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Scolytidae	
	<i>Pentapleura</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Sphaeroceridae	
	<i>Perilitus coccinellae</i>	<i>Eriopsis comexa</i>	Coleoptera: Coccinellidae	Papa
	<i>Phanerotoma</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Gelechiidae, Tortricidae	
	<i>Phanerotoma zeteki</i> (1)	<i>Laspeyresia</i> sp.	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Pholetesor</i> sp.	No identificado	Lepidoptera: Tortricidae	
	<i>Praon</i> posible <i>occidentale</i>	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>	Hemiptera: Aphididae	Hortalizas y ornamentales
	<i>Protapanteles caffreyi</i> (= <i>Apanteles caffreyi</i>) (1)	<i>Trichophtusia ni</i>	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Protomicroplitis</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Pseudapanteles dignus</i> (= <i>Apanteles dignus</i>) (1)	<i>Tuta</i> sp. pos. <i>isochlora</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Pseudapanteles</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Pseudognaptodon</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Nepticulidae	
	<i>Rogas</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Limacodidae, Zygaenidae, Riodinidae	
	<i>Schizoprymnus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Mordellidae	
	<i>Sigalphus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Stantonia</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Tortricidae, Pyralidae	
	<i>Stenocorse</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Bruchidae	
	<i>Stiropius</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Lyonetiidae, Gracillariidae	
	<i>Townesilitus</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Chrysomelidae	
	<i>Toxoneuron</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Noctuidae	
	<i>Triaspis</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae, Bruchidae	
	<i>Utetes</i> sp. (4)	No identificado	Diptera: Tephritidae	
	<i>Venamus</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera	

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
	<i>Vipio</i> sp. (4)	No identificado	Larvas de Coleoptera y Diptera	
	<i>Whartoni</i> sp. (4)	No identificado	Coleoptera: Curculionidae	
	<i>Yelicones</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Zacremnops</i> sp. (4)	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Ze</i> sp. (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
Ichneumonidae	<i>Agonocryptus</i> sp. (1)	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Barycerus dubiosus</i> (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Carinodes</i> sp.	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Frijol, soya
	<i>Casinaria</i> sp. (1)	<i>Glena bisulca</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Casinaria</i> sp. grupo <i>cavigena</i> (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Casinaria</i> sp. grupo <i>infesta</i> (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	
	<i>Coccygomimus</i> sp. grupo <i>aequalis</i> (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Coccygomimus fuscipes</i> (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Diadegma</i> sp. (1)	<i>Tuta absoluta</i>	Lepidoptera: Gelechiidae	
	<i>Eiphosoma</i> sp.	<i>Hymenia recurvalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	<i>Amaranthus</i> spp.
	<i>Eiphosoma</i> sp.	No identificado	Lepidoptera: Pyralidae	<i>Mimosa pigra</i>
	<i>Hoplismenus</i> sp. (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Itoplectris narange</i>	<i>Diatraea</i> spp.	Lepidoptera: Pyralidae	Caña de azúcar, maíz, sorgo
	<i>Itoplectris</i> sp. (1)	<i>Neuromelia ablinearia</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Lycorina apicalis</i> (1)	<i>Hedylepta indicata</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Melanichneumon</i> sp. (1)	<i>Glena bisulca</i>	Lepidoptera: Geometridae	
	<i>Microcharops bimaculata</i>	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Frijol, soya
	<i>Strabotes abdominalis obscurus</i>	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Arroz
	<i>Theronia (Neotheronia)</i> sp. (1)	<i>Sibine</i> sp.	Lepidoptera: Limacodidae	Soya
	<i>Toxophoroides apicalis</i>	<i>Omiodes indicata</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trathala</i> sp.	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Venturia</i> sp. (1)	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Arroz

SUPERFAMILIA Familia	Parasitoide	HOSPEDERO		PLANTA O CULTIVO
		Género y especie	(Orden: Familia)	
PLATYGASTROIDEA Platygastridae	<i>Amitus fuscipennis</i>	<i>Tricleurodes vaporariorum</i>	Hemiptera: Aleyrodidae	Yuca, papa, frijol, tomate, habichuela, hortalizas, árboles y arbustos utilizados como cercas vivas
	<i>Catolaccus grandis</i>	<i>Anthonomus grandis</i>	Coleoptera: Curculionidae	Algodón
	<i>Catolaccus hunte</i>	<i>Anthonomus grandis</i>	Coleoptera: Curculionidae	Algodón
	<i>Pachycrepoides vindemiae</i>	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Synopeas</i> sp. (1)	<i>Cecidomyia</i> sp.	Diptera: Cecidomyiidae	
	<i>Baryconus</i> sp. (1)	No identificado	Orthoptera: Tettigoniidae	
	<i>Phaenoropsis semiflaviventris</i> (1)	<i>Antiteuchus tripterus</i>	Hemiptera: Pentatomidae	
	<i>Psychidosmicra</i> sp. (1)	<i>Oiketicus</i> sp.	Lepidoptera: Psychidae	
	<i>Telenomus alecto</i> (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Telenomus alsophilae</i>	<i>Oxydia trychiata</i>	Lepidoptera: Geometridae	Ciprés
	<i>Telenomus podisi</i>	<i>Piezodorus guildini</i>	Hemiptera: Lygaeidae	Soya
	<i>Telenomus posibile renus</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Lepidoptera: Noctuidae	Maíz
	<i>Telenomus rowani</i>	<i>Rupella albinella</i>	Lepidoptera: Pyralidae	Arroz
	<i>Telenomus sphingis</i>	<i>Erynnis ello</i>	Lepidoptera: Sphingidae	Yuca
	<i>Telenomus</i> sp.	<i>Caligo illioneus</i>	Lepidoptera: Brassolidae	Caña de azúcar
PROCTOTRUPOIDEA Diapriidae	<i>Telenomus</i> sp.	<i>Captosilia eubule</i>		<i>Cassia</i> sp.
	<i>Telenomus</i> sp.	<i>Niesthrea sidae</i>	Hemiptera: Rhopalidae	<i>Sida</i> cerca <i>ghutinosa</i>
	<i>Telenomus</i> sp.	<i>Opsiphanes</i> sp.	Lepidoptera: Brassolidae	Plátano, banano
	<i>Telenomus</i> sp. (1)	<i>Diatraea saccharalis</i>	Lepidoptera: Pyralidae	
	<i>Trissolcus bodkini</i> (1)	<i>Antiteuchus tripterus</i>	Hemiptera: Pentatomidae	
VESPOIDEA Scoliidae	<i>Trichopria</i> sp.	<i>Anastrepha</i> spp.	Diptera: Tephritidae	Guayaba
	<i>Campsomeris dorsata</i>	No identificado	Larvas de Coleoptera	Espárrago

Literatura citada

- Altieri, M. A. y C. I. Nicholls. 1999. Capítulo 39. Classical biological control in Latin America: past, present and future, pp. 975-991, en: Bellows, T. y T. W. Fisher (eds.). *Handbook of biological control*. Academic Press, Reino Unido.
- Álvarez, L. y F. García. 1995. Comportamiento parasítico de *Telenomus* sp. en *Spodoptera frugiperda*. *Revista Colombiana de Entomología* 21(4):191-196.
- Amaya, M. 1998. *Trichogramma* spp. producción, uso y manejo en Colombia. Editorial Guadalajara de Buga, Valle del Cauca, Colombia.
- Amaya, M. e I. Zenner de Polanía. 1976. Estudios básicos tendientes a mejorar el uso de *Trichogramma* spp. en el control integrado de plagas en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 2(1):13-25.
- Aragón, S. 2004. *Evaluación de la capacidad parasítica de Praon sp. (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide del áfido Macrosiphum euphorbiae (Homoptera: Aphididae) en condiciones de laboratorio*. Trabajo de Grado, Facultad de Ciencias, Programa de Biología, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá.
- Arias, B. y A. C. Belloti. 1989. Manejo integrado de *Erinnys ello* (L.) gusano cachón de la yuca con énfasis en sus enemigos naturales y agentes de control microbial, pp. 132-146, en: Palacios F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Arias, D. 2003. *Evaluación del potencial biológico de Praon sp. (Hymenoptera: Braconidae) para el control del pulgón verde de los invernaderos Macrosiphum euphorbiae (Homoptera: Aphididae)*. Trabajo de Grado, Facultad de Ciencias, Programa de Biología, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá.
- Arias-Penna, T. M. 2004. La superfamilia Platygastroidea (Hymenoptera) en Colombia, pp. 351-432, en: Fernández, F., G. Andrade y G. Amat (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 3. Universidad Nacional de Colombia e Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Aristizábal, L. F. 1995. *Efecto del parasitoide Cephalonomia stephanoderis Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) sobre una población de Hypothenemus hampei (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) en condiciones de campo*. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de Caldas, Manizales.
- Aristizábal, L. F., P. S. Baker y J. Orozco. 1996. Liberación, dispersión y parasitismo de *Cephalonomia stephanoderis* en condiciones de campo. *Avances Técnicos, Centro Nacional de Investigaciones de Café*, Cenicafé 224.
- Aristizábal, L. F., A. E. Bustillo, P. S. Baker, J. Orozco y B. Chaves. 1998. Efecto depredador del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) sobre los estados inmaduros de *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) en condiciones de campo. *Revista Colombiana de Entomología* 24(1-2):35-41.
- Astudillo, A. M., H. A. Vargas y J. Jiménez. 1993. Evaluación de una metodología para la cría masiva de *Bracon kirkpatricki* Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae). *Revista Colombiana de Entomología* 19(4):159-166.
- Bacca, R. T. 1999. *Efectos del parasitoide Prorops nasuta Waterston (Hymenoptera: Bethyridae) sobre poblaciones de broca del café Hypothenemus hampei (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae)*. Tesis Ms.C., Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Benavides, P. 1993. *Impacto de las liberaciones del parasitoide Cephalonomia stephanoderis Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) sobre poblaciones de broca del café Hypothenemus hampei (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae)*. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de Nariño, Pasto.
- Benavides M. y M. Portilla. 1990. Uso del café pergamino para la cría de *Hypothenemus hampei* y de su parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* en Colombia. *Revista del Centro Nacional de Investigaciones de Café* 41(4):114-116.
- Benavides P., A. E. Bustillo, y E. C. Montoya. 1994. Avances sobre el uso del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* para el control de la broca del café *Hypothenemus hampei*. *Revista Colombiana de Entomología* 20(4):247-254.
- Bustillo, A. E. 1976. Estudio biológico del medidor gigante, *Oxydia trychiata*, plaga de coníferas en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 2(2):41-46.
- Bustillo, A. E. 1977. Cooperative establishment of a Virginia (USA) strain of *Telenomus alsophilae* on *Oxydia trychiata* in Colombia. *Journal of Economic Entomology* 70(6):767-770.
- Bustillo, A. E. 1978. Método para la cría masiva del parásito de huevos de *Telenomus alsophilae*. *Revista Colombiana de Entomología* 4(3-4):96-102.
- Bustillo, A. E., J. Orozco, P. Benavides y M. Portilla. 1996. Producción masiva y uso de parasitoides para el control de la broca del café en Colombia. *Revista del Centro Nacional de Investigaciones de Café* 47(4):215-230.
- Caicedo, A. M. y A. C. Belloti. 2002. Entomofauna asociada al cultivo de espárragos en el departamento del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 28(1):91-99.
- Campos, D. F. 2001a. *Avispas parasíticas de la familia Braconidae (Hymenoptera) en Colombia: Diversidad genérica y distribución geográfica*. Trabajo de Grado Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Campos, D. F. 2001b. Lista de los géneros de avispas parasitoides Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de la región neotropical. *Biota Colombiana* 2(3):193-232.
- Cantor, F. 2001. *Análises de fatores que reduzem a eficiência de*

- parasitóides: o caso dos parasitóides da broca-do-café*, *Hypothenemus hampei* (Col., Scolytidae). Tesis de Doctorado, Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa (Viçosa-Brasil).
- Cárdenas, R. 1995. Parasitoides de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae). *Memorias Curso Teórico-Práctico. Sociedad de Ingenieros Agrónomos de Antioquia y Comité Departamental de Cafeteros de Antioquia, Medellín*.
- Cardona, C. y J. González. 1979. Efecto de prácticas culturales en la incidencia y el control natural del *Rupela albinella* en dos variedades de arroz y su relación con rendimientos. *Revista Colombiana de Entomología* 5(1-2):37-41.
- Castaño, O., N. Castaño y G. M. León. 1989. Manejo integrado de plagas del plátano con énfasis en control biológico, pp. 84-91, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Castillo, J. A. y A. C. Belloti. 1989. Los parasitoides, agentes importantes para el control biológico de piojos harinosos en cultivos de yuca, pp. 147-150, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Chacón, P. y M. Calderón. 1979. Algunos aspectos sobre la biología y posibilidades de control biológico de *Caloptilia* sp. barrenador del *Stylosanthes* spp. *Revista Colombiana de Entomología* 5(3-4):27-34.
- Chavarro, J. A. 1990. Ciclo de vida, biología y hábitos de *Diglyphus begini* Ashmead (Hymenoptera: Eulophidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá).
- Cure, J. R. y F. Cantor. 1997. Posibilidades de la acción de *Dacnusa sibirica* (Telenga) (Hymenoptera: Braconidae) como complemento de un programa de control biológico del minador del follaje *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera: Agromyzidae) cuando se libera *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae) en *Gypsophila paniculata* L. (Ashmead). *Entomólogo* 84(25):2-3.
- Cure, J. R. y F. Cantor. 2002. Atividade predadora e parasítica de *Diglyphus begini* (Ashm.) (Hymenoptera: Eulophidae) sobre *Liriomyza huidobrensis* (Blanch.) (Diptera: Agromyzidae) em cultivos de *Gypsophila paniculata* L. (Monocotiledonea: Caryophyllaceae). *Neotropical Entomology (Brasil)* 32(1):85-89.
- Cure, J. R., F. Cantor, J. Bernard y J. Sarmiento. 1997. Revaloración de *Diglyphus begini* en programas de manejo integrado del minador *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) – Estudio de caso en *Gypsophilla paniculata*. *Boletín Técnico Asocolflores* 51: 26-30.
- De Vis, R. M. J. 2001. *Biological control of whitefly on greenhouse tomato in Colombia: Encarsia formosa or Amitus fuscipennis?* Tesis de Doctorado, Universidad de Wageningen, Holanda.
- DeBach, P. 1964. *Biological control of insects pests and weeds*. Chapman & Hall, Reinhold, New York.
- DeBach, P. y D. Rosen. 1991. *Biological control by natural enemies*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Díaz, A. E. 1996. *Aspectos biológicos de T. exiguum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) encaminados a su cría masiva para el control de *Diatraea* spp. (Lepidoptera: Pyralidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de Nariño (Pasto).
- Drooz, A. T., A. E. Bustillo, G. F. Fedde y V. H. Fedde. 1977. North American egg parasite succesfully controls a different host genus in South America. *Science* 197:390-391.
- Echeverry, O. 1999. *Determinación del impacto de Phymastichus coffea La Salle* (Hymenoptera: Eulophidae) sobre poblaciones de broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) en la zona cafetera. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Erazzo, A. L. 1987. *Ciclo de vida y hábitos de Bracon kirkpatricki Wilkinson* (Hymenoptera: Braconidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de Nariño, Pasto.
- García, F. 1980. Acción de agentes biológicos y químicos en la reducción de las poblaciones de huevos de *Heliothis* spp., en el algodónero. *Revista Colombiana de Entomología* 6(1-2):11-20.
- García, F. 1989a. Control biológico de *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) plaga del tomate, pp. 92-95, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- García, F. 1989b. Plagas de la soya y su manejo, pp. 164-168, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- García, F. 1996. Control biológico aplicado en Colombia, pp. 31-34, en: Zapater, M. (ed.). *El control biológico en América Latina*. Buenos Aires, Argentina.
- García, F. 2000. *Control biológico de plagas, manual ilustrado*. Corpoica – Pronatta.
- García, J. M. y J. C. Monroy. 1995. *Estudios para la cría masiva de Amitus fuscipennis* (MacGown & Nebeker) (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitoide de la mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum*. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Gauld, I. D. y B. Bolton 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford.
- Gaviria, J. D. 1989. El control biológico de los insectos plagas de la caña de azúcar en Colombia, pp 42-71, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Gómez, L. A. y A. V. Schoonhoven. 1977. Oviposición del *Empoasca kraemeri* en frijol y evaluación del parasitismo por *Anagrus* sp. *Revista Colombiana de Entomología* 3(1-2):29-38.
- Gómez, L. A., A. E. Díaz y L. A. Lastra. 1996. Reconocimiento

- de las especies de *Trichogramma* asociadas con la caña de azúcar en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 22(1):1-5.
- Grijalva, O. 2000. Aislamiento y multiplicación de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitoide natural de *Stenoma cecropia* Meyrick (Lepidoptera: Stenomidae) en palma de aceite. Trabajo de Grado Biología, Universidad del Valle, Cali.
- Grissell, E. E. y M. E. Schauff. 1990. *A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea* (Hymenoptera). The Entomological Society of Washington, Washington D. C.
- Gutierrez, P., A. P. Villacorta, J. R. Cure y C. K. Ellis 1998. Tritrophic análisis of the coffee (*Coffea arabica*)-Coffee berry borer *Hypothenemus hampei*-parasitoid system. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27(3):357-385.
- Guzmán, D. B. 1996. Efecto de varios insecticidas sobre el parasitoide de la broca del café *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyilidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad de Caldas, Manizales.
- Hallman, G. 1979a. Importancia de algunas relaciones naturales plantas-artrópodos en la agricultura de la zona cálida del Tolima central. *Revista Colombiana de Entomología* 5(3-4):19-26.
- Hallman, G. 1979b. Algunas observaciones sobre *Trichogramma*. *Revista Colombiana de Entomología* 5(3-4):13-18.
- Hernández, M. P. y A. Belloti. 1989. Biología y comportamiento de *Haplogonatopus hernandezae* (Hymenoptera: Dryinidae) controlador natural de *Tagosodes orizicolus* (Muir), pp. 96-104, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: historia, avances y proyecciones*.
- Herrera, C. J. 1985. Desarrollo y comportamiento de *Epidinocarsis* (Apoanagyrus) *diversicornis* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) enemigo natural del piojo harinoso *Phenacoccus herreni* Cox. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Krombein, K. P., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). 1979. *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vols. 1 y 2. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., USA.
- Lee, R., J. R. Cure y M. M. Pérez. 1999. Tan cercas y tan vivas. *Revista Asocolflores (Asociación Colombiana de Exportadores de Flores)* 56:4-12.
- Lee R., J. R. Cure y M. M. Pérez. 2000. Biodiversidad y abundancia relativa de insectos y ácaros en árboles utilizados como cercas vivas en la Sabana de Bogotá. *Revista Colombiana de Entomología* 26(1-2):1-15.
- León, G. A. 1989. Importancia del control natural del cogollero *Spodoptera frugiperda* en maíz, pp. 105-112, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- León, G. A. y A. L. Erazzo. 1993. Ciclo de vida y hábitos de *Bracon kirkpatricki* (Wilkinson) (Hymenoptera: Braconidae). *Revista Colombiana de Entomología* 19(4):113-118.
- León, G. y J. C. Campos. 1999. Parasitoides del minador de los cítricos *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) en el piedemonte del departamento del Meta. *Revista Colombiana de Entomología* 25(3-4):143-146.
- López-Ávila, A. 1981. Estudios básicos para la cría de *Meteorus laphymae* Viereck parasito de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). Tesis M.Sc. Programa de Estudios para Graduados, Universidad Nacional de Colombia, Instituto Colombiano Agropecuario.
- López-Avila, A. 1994. Avance y perspectivas del control biológico de las moscas blancas, pp. 42-53, en: *Seminario Regional, Socolen: Manejo integrado de mosca blanca y técnicas de aplicación de pesticidas*.
- Madrigal, A. 1989. Estado actual del control biológico en la región neotropical, pp. 18-26, 35-41, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Madrigal, A., L. Wiesner y M. I. Arango. 1984a. *Elachertus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae) nuevo parásito de importancia forestal en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 10(3-4):36-40.
- Madrigal A., A. Delgado y L. Wiesner. 1984b. *Trichogramma beckeri* Nagarkatii: un nuevo parásito del medidor gigante del ciprés, *Oxydia trychiata* (Guenée). *Revista Colombiana de Entomología* 10(1-2):40-44.
- Manzano, M. R., J. C. van Lenteren y C. Cardona. 2003. Comportamiento de búsqueda de *Amitus fuscipennis* (Hymenoptera: Platygasteridae): tiempo de permanencia en la planta hospedera y actividad de búsqueda. *Revista Colombiana de Entomología* 29(2):221-226.
- Mayor, C. A. 1994. *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) y su efecto sobre el parasitoide de pupas *Spalangia cameroni* Perkins (Hymenoptera: Pteromalidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Medina, M. C. 1988. Descripción, ciclo de vida y comportamiento en laboratorio de *Chelonus insularis* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide huevo-larva de *Spodoptera* spp. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá).
- Medina, P. S., A. Saldarriaga y L. E. Pérez. 1994. Biología del *Amitus fuscipennis* (Mac Gown y Nebeker), bajo tres condiciones ecológicas en Rionegro (Antioquia). *Revista Colombiana de Entomología* 20(3):143-148.
- Mejía, G. y A. E. Bustillo. 1987. Efecto del almacenamiento a bajas temperaturas de huevos de *Oxydia trichiata* (Guenne) sin parasitar y parasitados por *Telenomus alspilae* Viereck. *Revista Colombiana de Entomología* 13(2):3-10.
- Mejía, J. y R. Moreno. 1987. Estudio de longevidad y progenie de *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) parásito de *Heliothis virescens* F. en laboratorio. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Mejía, J. W., A. E. Bustillo, J. Orozco y B. Cháves. 2000. Efecto

- de cuatro insecticidas y de *Beauveria bassiana* sobre *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae), parasitoide de la broca del café. *Revista Colombiana de Entomología* 26(3-4):117-124.
- Monguí, L. B. 1987. *Reconocimiento y biología de Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphididae) parasitoide de *Myzus persicae* Sulz (Homoptera: Aphididae) en cultivo de crisantemo de la Sabana de Bogotá. Trabajo de Grado Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Monguí, B., J. E. Luque, J. Escobar. 1986. Biología de *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphididae) parasitoide de *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) en crisantemos de la Sabana de Bogotá. *Revista Colombiana de Entomología* 12(1):46-53.
- Najar, M. y F. Samacá. 1999. *Cría masiva de Telenomus remus* (Nixon) (Hymenoptera: Scelionidae) como alternativa de control biológico del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) en el municipio de Cartago—Valle del Cauca. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, UPTC, Tunja.
- Olarte, W. 1987. Control integrado de las moscas de las frutas *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Revista Colombiana de Entomología* 13(1):12-18.
- Olaya, J. C. 2001. *Selectividad de tres extractos de plantas al parasitoide Trichogramma pretiosum* Riley 1879 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) en condiciones de laboratorio. Trabajo de Grado Biología, Universidad del Tolima, Ibagué.
- Orozco, J. 1995. Uso de parasitoides de origen africano para el control de la broca. Actualización integral para el manejo de la broca del café. *Memorias Curso Teórico-Práctico. Sociedad de Ingenieros Agrónomos de Antioquia y Comité Departamental de Cafeteros de Antioquia, Medellín.*
- Ortega, A. 2000. *Descripción y determinación de la efectividad de Encarsia hispida* De Satis (Hymenoptera: Aphelinidae) como parasitoide de la mosca blanca de la yuca *Aleurotrachelus socialis* Bondar (Homoptera: Aleyrodidae) bajo condiciones de invernadero. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Valle del Cauca.
- Ortegón, J., C. Torres, E. Luque, A. Siabatto. 1988. Estudio sobre la longevidad, hábitos, progenie y evaluación preliminar de *Meteorus laphygmae* (Viereck), parásito de *Spodoptera* spp. *Revista Colombiana de Entomología* 14(1):7-12.
- Páez, J. A. 1989. *Grado de adaptación, ciclo de vida y capacidad parasítica de Copidosoma desantisi* Annecke y Mynhardt (Hymenoptera: Encyrtidae) parásito de *Phthorimaea operculella* Zeller en zonas paperas de Cundinamarca. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Portilla, M. 1999. Mass rearing technique for *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) on *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) developed using *Cenibroca* artificial diet. *Revista Colombiana de Entomología* 25(1-2):57-66.
- Portilla, M. y A. E. Bustillo. 1995. Nuevas investigaciones en la cría masiva de *Hypothenemus hampei* y de sus parasitoides *Cephalonomia stephanoderis* y *Prorops nasuta*. *Revista Colombiana de Entomología* 21(1):25-33.
- Posada, L. y F. García. 1976. Lista de predadores, parásitos y patógenos de insectos registrados en Colombia. *Boletín Técnico Instituto Colombiano Agropecuario* 41.
- Prieto, J. A. y P. Chacón de Ulloa. 1980. Biología y ecología de *Liriomyza trifolii* (Burgues) (Diptera: Agromyzidae) minador del crisantemo en el departamento del Valle del Cauca. *Revista Colombiana de Entomología* 6:77-84.
- Pulido, J. 1978. Estudio sobre la cría masiva de *Euplectrus* n. sp. cerca *comstockii* parásito de *Anticarsia gemmatilis*. *Revista Colombiana de Entomología* 4(1-2):11-18.
- Quintero, C., F. Rendón, J. García, C. Cardona, A. López-Avila y P. Hernández. 2001. Especies y biotipos de moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) en cultivos semestrales de Colombia y Ecuador. *Revista Colombiana de Entomología* 27(1-2):27-31.
- Ramírez, G. y J. I. Zuluaga. 1995. Reconocimiento de himenópteros parasitoides de áfidos en cultivos de algodón, cítricos y algunas hortalizas del Valle del Cauca. *Revista Colombiana de Entomología* 21(2):71-76.
- Restrepo, M. C. 1991. *Biología de Diglyphus begini* (Ashmead) (Hymenoptera: Eulophidae) bajo tres condiciones ecológicas en Rionegro, Antioquia. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Riascos, F. 1996. *Efectos del endosulfan sobre Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) e *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) en condiciones de campo y laboratorio. Trabajo de Grado Biología, Universidad del Valle, Cali.
- Rincón, C. 1999. *Estudios biológicos del parasitoide Trichogramma lopezandinensis* Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) orientados al control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae). Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá).
- Rincón, C. y A. López-Ávila. 1999. Estudios biológicos del parasitoide *Trichogramma lopezandinensis* Sarmiento (Hymenoptera: Trichogrammatidae) orientados al control de la polilla guatemalteca de la papa *Tecia solanivora* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae). *Revista de la Sociedad Colombiana de Entomología* 25(1-2):67-71.
- Rodríguez, C. F. 1994. *Ciclo biológico de Glyptapanteles calerensis* Castro y Rodríguez (Hymenoptera: Braconidae) como enemigo natural de plagas *Noctuidae* comedoras de follaje. Trabajo de Grado Licenciatura en Biología, Universidad Distrital-Sede Macarena, Cundinamarca.
- Rojas L. y F. García. 1995. Comportamiento parasítico de *Telenomus* sp. en *Spodoptera frugiperda*. *Revista Colombiana de Entomología* 21(4):191-196.
- Ruiz Valhor, L. D. y J. E. García. 1977. Niveles de parasitismo de posturas de *Diatraea saccharalis* por *Trichogramma* spp. en el cultivo de la caña de azúcar y su relación con algunos factores climáticos. *Revista*

- Colombiana de Entomología 3(3-4):71-78.
- Sacramento, P., A. Saldarriaga y L. E. Pérez. 1994. Biología del *Amitus fuscipennis* (MacGown y Nebeker) bajo tres condiciones ecológicas en Rionegro (Antioquia). *Revista Colombiana de Entomología* 20(3):143-148.
- Salamanca, S. L. 2001. *Evaluación de Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyridae) dentro del programa de manejo integrado de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae) en Ricaurte Bajo Boyacá. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, UPTC, Tunja.
- Saldarriaga A. y A. E. Bustillo. 1975. Del *Trichogramma* se sabe que... y otras observaciones sobre su parasitismo en huevos de *Oxydia* sp. cerca *trychiata* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae). *Revista Colombiana de Entomología* 1(2-3):39-54.
- Sánchez, A. 2001. *Selectividad de cuatro insecticidas al parasitoide Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) en condiciones de laboratorio. Trabajo de Grado Biología, Universidad del Tolima, Ibagué.
- Sarmiento, C. E. 1993. Una nueva especie de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) de los Andes de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 19(1):3-5.
- Segura, F. 1989. Guía para el manejo de insectos plagas en sorgo y maíz, pp. 113-119, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Siabatto, A., G. Alvarez, M. Herrera y F. Rendón. 1989. Control biológico en el cultivo del algodón, pp. 35-41, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Tróchez, G. A., A. E. Díaz y F. García. 1999. Recuperación de *Copidosoma* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoide de huevos de *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Pyralidae) en tomate de árbol (*Cyphomandra betacea*). *Revista Colombiana de Entomología* 25(3-4):179-184.
- Valenzuela, G. 1989. Itinerario del control biológico de plagas agrícolas en Colombia: Una aproximación histórica, pp. 1-9, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Vargas, J. M. 2000. *Avispas parasíticas del género Dissomphalus Ashmead* (Hymenoptera: Bethyridae, Pristocerinae) con procesos tergaes medianos en Colombia. Trabajo de Grado Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Vélez, R., A. Madrigal y G. Morales. 1980. Reconocimiento del parasitismo de minadores (Agromyzidae) en malezas y otras plantas en el Oriente Antioqueño. *Revista Colombiana de Entomología* 6(3-4):99-100.
- Vergara, J. D. 1998. *Biología y comportamiento de Phymastichus coffea* (Hymenoptera: Eulophidae) parasitoide de la broca del café en condiciones de campo. Trabajo de Grado Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Vergara, J. D., J. Orozco, A. E. Bustillo y B. Cháves. 2001a. Biología de *Phymastichus coffea* en condiciones de campo. *Revista del Centro Nacional de Investigaciones de Café, Chinchiná* 52(2):97-103.
- Vergara, J. D., J. Orozco, A. E. Bustillo y B. Chaves. 2001b. Dispersión de *Phymastichus coffea* en un lote de café infestado de *Hypothenemus hampei*. *Revista del Centro Nacional de Investigaciones de Café, Chinchiná* 52(2):104-110.
- Vergara, R. A. 1989. El control biológico de insectos-plagas en el cultivo de la papa: De la teoría a la práctica, pp. 72-91, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.
- Viáfara, H. F., F. García, A. E. Díaz. 1999. Parasitismo natural de *Neoleucinodes elegantalis* (Lepidoptera: Pyralidae) en zonas productoras de solanáceas del Cauca y Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 25(3-4):151-159.
- Wharton R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). 1998. *Manual para los géneros de la familia Braconidae* (Hymenoptera) del nuevo mundo. Edición en español, International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Yepes, F. C. 1995. *El bioinsumo Trichogramma spp.* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) y sus posibilidades en hortalizas y frutales. Tesis Maestría, Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Yu, D. S., C. van Achterberg y K. Horstmann. 2005. *Taxapad Ichneumonoidea*. Vancouver, Canada. (URL: www.Taxapad.com).
- Zucchi, R. A. y R. C. Monteiro. 1997. O gênero *Trichogramma* na América do Sul, pp. 10-17, 41-66, en: Parra, J. R. P. y R. A. Zucchi (eds.). *Trichogramma e o controle biológico aplicado*. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, Piracicaba (SP), Brasil.
- Zuluaga, J. I. y M. C. Duque. 1989. La investigación sobre control biológico a través de quince años de «Socolen»: Caracterización y enfoque, pp. 10-17, en: Palacios, F., I. C. Arciniegas y A. M. Astudillo (eds.). *Control biológico en Colombia: Historia, avances y proyecciones*.

CAPÍTULO 9

Tratamiento médico del veneno de himenópteros

D. Pineda

Una de las principales características de los himenópteros aculeados es, como lo dice su nombre, la posesión de aguijón. El aguijón, bien sea de manera defensiva u ofensiva, es una poderosa arma tanto para someter presas como para alejar enemigos de nidos. En este capítulo se presentan aspectos generales y específicos sobre los venenos de estos insectos.

Dentro de la amplia variedad de especies de himenópteros presentes en Latinoamérica, los principales causantes de accidentes en el hombre son las abejas, las avispas, las hormigas y muy ocasionalmente los abejorros. Sin embargo, por su actitud defensiva, son principalmente las abejas las causantes del mayor y más grave número de casos en el mundo. Este tipo de picadura aumentó seriamente, convirtiéndose en un impor-

tante problema de salud pública, después del fenómeno de africanización de las abejas nativas en América, que se inició en Brasil al final de la década de 1950. Desde entonces, el número de fallecimientos por esta causa se ubicó entre los 700 y los 1.000 cada año en América Latina (Fan y De Siqueira 1992).

El accidente ocasionado por el mecanismo defensivo de los himenópteros se presenta en tres formas diferentes. La primera es la picadura única en el individuo no sensibilizado; la segunda es esta misma, pero en la persona sensibilizada; la tercera es la picadura múltiple, que puede ir desde unos cientos de aguijones hasta miles. Para cada una de ellas, es importante conocer sus diferentes características, diagnóstico, médico tratamiento y prevención.

Epidemiología

Pese a los frecuentes ataques reportados, la mayoría de los himenópteros no pican; así lo demostró un estudio realizado en Uruguay, donde el 70% de las personas entrevistadas afirmó haber sido picado por una abeja, avispa u hormiga en alguna ocasión durante su vida. A pesar de esta alta frecuencia, las publicaciones en el mundo se han limitado, en casi su totalidad, a los casos fatales (Baluga *et al.* 1996).

En los Estados Unidos y en Europa éstas picaduras ocasionan el mayor número de muertes por animales venenosos: sólo en el primero, se estima que son 3 a 4 veces más frecuentes que las causadas por la mordedura de serpientes. En Colombia, son la segunda causa, con cerca de 20 accidentes fatales cada año. Las picaduras se presentan en mayor

porcentaje en las áreas descubiertas del cuerpo: la cabeza, el cuello y las extremidades. La mortalidad está concentrada en los mayores de 40 años con más del 60% de los casos. La mayoría de los accidentes mortales ocurren en quienes presentan una sola picadura y consultan durante la primera hora; situación que se presenta en un 80% de todos los casos fatales (Meier 1995; Merck 1997).

La población rural y los trabajadores del sector agrícola son los grupos más afectados. El agente causante varía según el estudio y la región; mientras en Australia, Europa y Estados Unidos, las abejas y las avispas son las causantes de la mortalidad, en Uruguay, la distribución de la morbilidad es: abejas, 47%, hormigas 42%, y avispas 27%. Los accidentes ocasionados por enjambres de abejorros rara vez son reportados; sin embargo, en 1998 se reportaron dos casos en la selva húmeda de Venezuela (McGain *et al.* 2000; Rodríguez *et al.* 1998).

Clínica

El cuadro clínico depende de la cantidad de picaduras y del grado de sensibilidad del individuo, como se describió anteriormente. Así mismo, hay dos tipos de presentación: local y sistémica; la segunda es la que más implicaciones medicas presenta, como se describe a continuación.

La reacción local está presente en todos los accidentes; se caracteriza por eritema, edema, prurito y dolor intenso. Este cuadro es lo único que manifiesta la víctima cuando la picadura es única y no presenta sensibilidad al veneno, es el más frecuente y rara vez es motivo de consulta en los centros de salud. Se estima que sólo en 10% de los casos presenta reacciones locales mayores y que pueden durar varios días. Si la picadura se localiza en un área corporal sensible —cerca de las vías respiratorias o en zonas con escaso tejido conectivo laxo que permita la expansión del edema— el caso puede llegar a requerir un manejo médico. Un ejemplo de lo anterior puede ser la cavidad oral, los párpados o el pabellón auricular (Fan y De Siqueira 1992; De Oliveira *et al.* 2000).

A diferencia de las abejas y avispas, algunas especies cómo las hormigas de fuego (*Solenopsis* spp. grupo *geminata*) y las congas (*Paraponera clavata*), ocasionan localmente una vesícula dolorosa y pruriginosa que, posteriormente, se convierte en escara, o pueden dejar una lesión necrótica con linfadenopatía regional (Valledor 1994).

La reacción sistémica, por su parte, se puede presentar en dos cuadros diferentes, ambos con necesidad de intervención médica inmediata. El más grave y frecuente de ellos es el generado por la picadura de un himenóptero en un individuo previamente sensibilizado. Se caracteriza por una reacción anafiláctica con edema facial, edema de glotis, hipotensión, lipotimia, cefalea, náuseas, mareo y, en ocasiones, manifestaciones hemorrágicas. Es la que mayor mortalidad ocasiona en el mundo. Se ha encontrado que, mientras la mayoría de las personas después de repetidas picaduras no presentan esta reacción, individuos con respuesta inmunológica diferente pueden presentarla en su segunda picadura. Al parecer, la diferencia radica en que estos últimos producen inmunoglobulina E específica y, además, aumentan la producción de interleucina 4, lo cual disminuye la inmunoglobulina G de memoria (Meier 1995; De Oliveira *et al.* 2000; Blaser *et al.* 1998; Franco *et al.* 1994).

Aunque existe la posibilidad de una sensibilidad cruzada entre abejas y avispas, rara vez una persona que haya estado en contacto con el veneno de abejas tendrá sensibilidad para el de avispas y viceversa. Sin embargo, dentro de los numerosos grupos de avispas, esta sensibilidad cruzada es frecuente (Valledor 1994).

El otro cuadro es el ocasionado por las múltiples picaduras y se manifiesta con: dolor generalizado, prurito intenso, cefalea, náuseas, vómito, agitación sicomotora, convul-

siones, dificultad respiratoria, taquicardia, hipotensión o hipertensión arterial y hemólisis intensa que puede llevar a insuficiencia renal. En ocasiones, el elevado ingreso de las diferentes fracciones del veneno pueden llevar a trombocitopenia y coagulopatías, necrosis hepática, convulsiones, lesión subendocárdica, arritmias cardíacas y a una mioglobinuria como resultado de una rabdiomiolisis. Es importante hacer la salvedad de que esta sintomatología se presenta cuando el número de picaduras supera los 50 y se agrava cuando sobrepasa las 100; sin embargo, las picaduras de algunas especies pueden, con menor número, ocasionar cuadros graves, como lo son las picaduras por abejorros. Se estima que más de 250 picaduras causan la muerte de una persona; sin embargo, hay reportes de personas que han sobrevivido después de presentar más de 2.000 picaduras. En niños, el número de picaduras fatales se estima entre 30 a 50 (Fan y De Siqueira 1992; Rodríguez *et al.* 1998; De Oliveira *et al.* 2000; Franca *et al.* 1994; Hoffman 1996; Kolečki 1999; Díaz-Sánchez *et al.* 1998; Barraviera 1999; Bresolin *et al.* 2002).

En raras ocasiones, las múltiples picaduras pueden desencadenar una reacción tóxica tardía, en la cual el paciente, en las primeras horas, sólo manifiesta dolor y los resultados de creatinquinasa, recuento de plaquetas, tiempos de coagulación, creatinina, aspartato aminotransferasa y alanino aminotransferasa están normales. En estos casos, 12 horas —o más— después del ingreso, estos resultados de laboratorio se vuelven anormales (Kolečki 1999).

Diagnóstico

Un interrogatorio completo constituye la primera herramienta del diagnóstico; se debe preguntar al paciente sobre antecedentes de picadura por algún himenóptero (en lo posible especificar si es hormiga, avispa o abeja) y reacciones presentadas en cada ocasión. De igual forma, se debe indagar sobre las circunstancias del accidente y el cuadro clínico presentado desde el accidente hasta la consulta.

A continuación, se debe inspeccionar a la víctima de pies a cabeza, especialmente cuando el número de picaduras son tan numerosas que el paciente desconoce en que áreas puede presentarlas. Se debe hacer una aproximación del total de picaduras, lo cual da una orientación acerca de la gravedad del accidente.

Es importante tener en cuenta que todo paciente con más de 50 picaduras debe permanecer en observación por 24 horas, ya que una reacción tóxica retardada puede ocultar, en las primeras horas, la gravedad del accidente. De igual forma, deben permanecer en observación los niños (por el riesgo de dosis de veneno por kg de peso), ancianos y aquéllos que tengan alguna patología de base (De Oliveira *et al.* 2000; Kolečki 1999).

Los signos vitales deben ser observados permanentemente, así como la mecánica ventilatoria y la diuresis. De acuerdo con el número de picaduras y con el estado del paciente, puede ser necesario solicitar: BUN, creatinina sérica, parcial de orina, creatinquinasa, recuento de plaquetas, tiempos de coagulación, aspartatoamino-transferasa y alaninoaminotransferasa.

Tratamiento

Como primera medida, se deben retirar los aguijones que tenga la víctima utilizando una aguja o por raspado. Este proceso nunca debe hacerse con unas pinzas, ya que puede suceder que parte del veneno (aun presente en la glándula adherida muchas veces al aguijón) sea inoculado. Además, se puede aplicar localmente hielo o compresas frías para retardar la difusión del veneno; si esto se hace antes de retirar los aguijones, puede hacer menos riesgosa esa actividad.

Si el cuadro es sólo local, se debe administrar un antihistamínico oral o un corticoide tópico. Si es sistémico, como resultado de una reacción anafiláctica, se debe administrar inmediatamente 0.3 a 1 ml de adrenalina acuosa al 1:1.000 subcutánea (0.01 mg/kg de peso), clemastina intravenosa (2 mg) e hidrocortisona intravenosa (7mg/kg de peso), así como aminofilina (6 mg/kg de peso) o estimulantes beta 2 (salbutamol) y oxígeno cuando hay broncoespasmo (Merck 1997).

Cuando el accidente tiene efectos sistémicos como resultado de múltiples picaduras, es necesario, además de la aplicación de adrenalina, corticoide y antihistamínico, un analgésico como la meperidina intramuscular (2 mg/kg) y un manejo adecuado de las complicaciones con una hidratación parenteral correcta. El permanganato de potasio aplicado en las áreas donde fue picado el paciente, a su vez, permite evitar las infecciones secundarias (Barraviera 1999).

La plasmaféresis surge como una alternativa de tratamiento en la intoxicación masiva, posiblemente al ayudar en la eliminación del veneno circulante y de los mediadores de inflamación. Autores mexicanos obtuvieron excelentes resultados utilizando la plasmaféresis en un paciente que presentó más de 2000 picaduras (Kolecki 1999; Beccari 1999).

La inmunoterapia, aunque no es un tratamiento para el accidente, sí representa una importante medida profiláctica en las personas que tengan antecedentes de reacciones anafilácticas por picadura de himenópteros. Esta consiste en la administración sucesiva de dosis de veneno cada vez mayores, hasta alcanzar dosis equivalentes a la picadura de múltiples insectos de este orden, trátase de abejas, avispas u hormigas (Mosbech 1995).

Actualmente, el Instituto Butantan (São Paulo, Brasil) tiene desarrollado un antídoto contra el veneno de la abeja africanizada, el cual está siendo utilizado, hasta el momento, en forma experimental.

Prevención

Los himenópteros —especialmente las abejas— juegan un papel fundamental en el equilibrio de los ecosistemas, así como en la producción agrícola y apícola. Por esto debemos aprender a convivir con ellas haciendo el mejor uso de estrategias preventivas como son:

- Evitar las horas soleadas y cálidas para entrometerse en su ambiente;
- Evitar estímulos agresores como los producidos por perfumes y ruido;
- Siempre que deban ser manipuladas, se debe apelar a un experto en su manejo o utilizar elementos de protección como guantes, caretas protectoras, trajes de manga larga, etc.
- Utilizar barreras entre las viviendas y las áreas donde están los enjambres. Los árboles pueden ser una buena estrategia.
- Inspeccionar periódicamente las viviendas para verificar que no se esté formando un enjambre; de ser así, asesorarse de un experto para su retiro.
- En lo posible, mantener la vivienda libre de entradas que permitan a las abejas construir un enjambre dentro de ésta.
- Educar a los menores sobre la precaución que se debe tener con los enjambres de abejas.
- No matar a las abejas, ya que éstas, al ser aplastadas, liberan feromonas que alertan a las otras abejas para atacar.

Literatura citada

- Baluga, J. C., W. Fierro y W. Schuhl. 1996. Prevalencia de reacciones alérgicas sistémicas a picadura de himenópteros en una muestra poblacional de Uruguay. *Revista Médica del Uruguay* 12(1). (URL: <http://www.smu.org.uy/publicaciones/rmu/1996v1/baluga.htm>).
- Barraviera, B. 1999. Accidentes por abelhas e vespas, pp. 339-344, en: Barraviera B. (ed.). *Venenos: Aspectos clínicos e terapêuticos dos acidentes por animais peçonhentos*. 1a ed., EPUB, Rio de Janeiro.
- Beccari, M. 1999. Dialysis or plasmapheresis for acute renal failure due to africanized honeybee stings. *Archives International Medicine* 159(11):1255-1256.
- Blaser, K., J. M. Carbadillo, A. Faith, R. Cramer y C. A. Akdis. 1998. Determinants and mechanisms of human immune responses to bee venom phospholipase A2. *International Archives Allergy Immunology* 117:1-10.
- Bresolin, N. L., L. C. Carvalho, E. C. Goes, R. Fernandes y A. M. Barotto. 2002. Acute renal failure following massive attack by Africanized bee stings. *Pediatric Nephrology* 8:625-627.
- De Oliveira, F. A., J. V. Guimaraes, M. A. Dos Reis y V. P. Antunes. 2000. Human accident for stings of africanized bee. *Revista Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 33:403-405.
- Díaz-Sánchez, C. L., A. Lifshitz-Guinzberg, G. I. Ibarra, J. Halabe-Cherem y A. Quiñones-Galván. 1998. Survival after massive (>2000) africanized honeybee stings. *Archives International Medicine* 158:925-927.
- Fan, H. W y F. O. De Siqueira. 1992. Accidente por himenópteros, pp. 228-232, en: Schwartsman, S. (ed.). *Plantas e animais peçonhentos*. 2da ed. São Paulo, Sarvier.
- Franca, F. O., L. A. Benvenuti, H. W. Fan, D. R. Dos Santos, S. H. Hain y F. R. Picchi-Martins. 1994. Severe and fatal mass attacks by «killer» bees (Africanized honey bees—*Apis mellifera scutellata*) in Brazil: clinicopathological studies with measurement of serum venom concentrations. *Journal of Medicine* 87:269-82.
- Hoffman, D. R. 1996. Hymenoptera venom proteins, pp. 169-186, en: Singh, B. R. (ed.). *Natural toxins 2: structure, mechanism of action, and detection*. Plenum Press, New York.
- Kolecki, P. 1999. Delayed toxic reaction following massive bee envenomation. *Annals Emergency Medicine* 33(1):114-116.
- McGain, F., J. Harrison y K. Winkel. 2000. Wasp sting mortality in Australia. *Medical Journal of Australia* 173:198-200.
- Meier, J. 1995. Biology and distribution of Hymenoptera of medical importance, their venom apparatus and venom composition, pp. 331-348, en: Meier, J. y J. White (eds.). *Handbook of clinical toxicology of animal venoms and poisons*. 1st ed., CRC Press, Boca Raton.
- Merck. 1997. Bites and stings. *The Merck Manual of Diagnosis and Therapy* (URL: <http://www.merck.com/pubs/mmmanual/section23/chapter308/308d.htm>).
- Mosbech, H. 1995. Clinical toxicology of hymenopteran stings, pp. 349-360, en: Meier, J. y J. White (eds.). *Handbook of Clinical toxicology of animal venoms and poisons*. 1st ed., CRC Press, Boca Raton.
- Rodríguez, A., R. Guerrero, M. Reyes y B. Szimanska. 1998. Picaduras venenosas en el mundo tropical: accidente por mordeduras y picaduras de un enjambre de abejorros en una selva lluviosa venezolana. *Revista Cubana de Medicina Tropical* 50(1):5-7.
- Valledor, A. 1994. Insectos, pp. 113-135, en: *Envenenamiento por animales*. 1a ed. Ediciones Diaz de Santos S. A., Madrid.

CAPÍTULO 10

Clave para las superfamilias neotropicales de Hymenoptera

W. R. M. Mason y F. Fernández

Los escritores de claves para grupos superiores se han apoyado en los hombres de generaciones anteriores de investigadores que descubrieron los caracteres que nosotros aún usamos para definir unidades. Todo lo que nosotros podemos hacer es definir más adecuadamente los viejos caracteres haciendo

ajustes para las excepciones y balanceando el orden en el cual son usados. Realmente, los nuevos caracteres son escasos, estos han sido inventados a partir del descubrimiento de nuevos grupos o como una forma práctica de agregar taxones no holárticos raramente considerados en la mayoría de la claves.

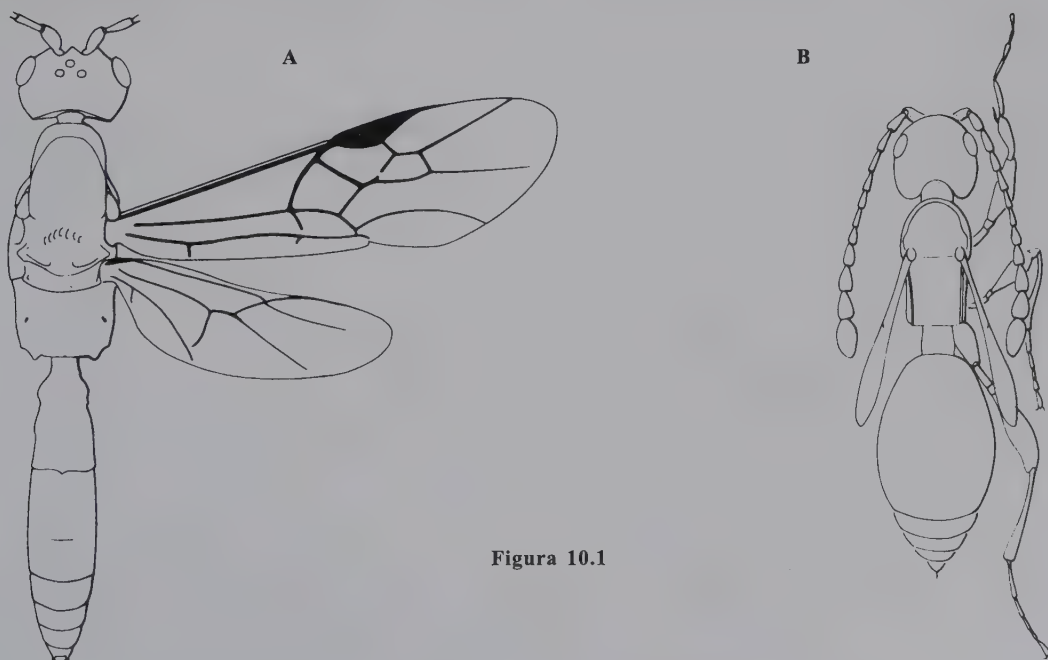


Figura 10.1

- | | |
|--|----|
| 1 Alas anteriores extendiéndose más allá del ápice del tórax o mesosoma (Figura 10.1A, alados) | 2 |
| - Alas ausentes, o no se extienden más allá del ápice del tórax (Figura 10.1B, braquípteros) | 46 |

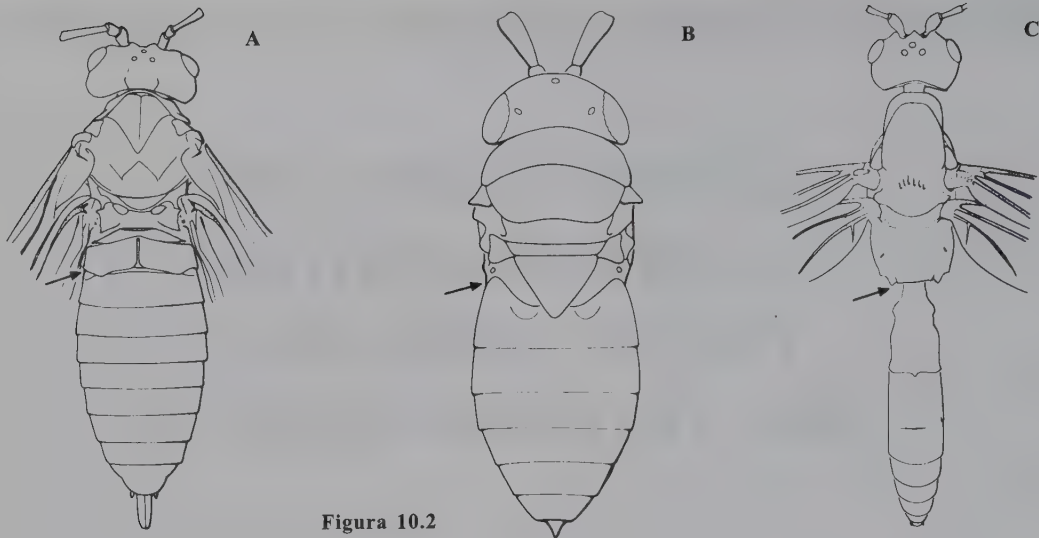


Figura 10.2

- 2(1) Cuerpo, en vista dorsal, sin constricción marcada entre mesosoma (tórax) y metasoma (abdomen), o con constricción leve (Figura 10.2A, B) 3
- Cuerpo con constricción marcada entre mesosoma y metasoma (abdomen) (Figura 10.2C) [Apocrita] 10

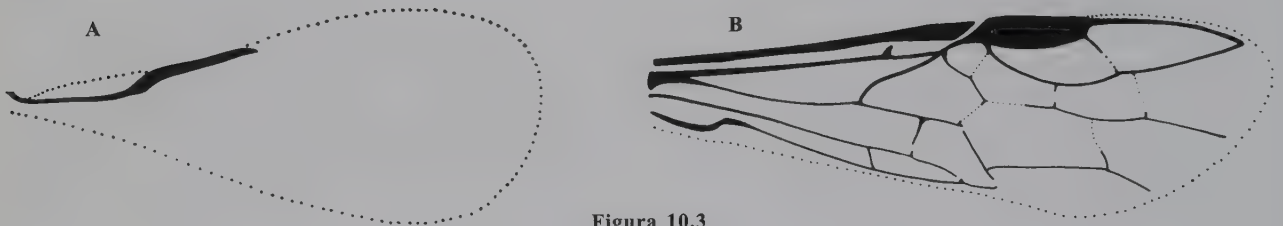


Figura 10.3

- 3(2) Ala anterior sin celdas cerradas y una o dos venas (Figura 10.3A); cuerpo con longitudes menores a 3 mm algunos **CHALCIDOIDEA**
- Ala anterior con numerosas celdas y venas (Figura 10.3B); cuerpo con longitudes mayores a 3 mm [«Symphyta»] 4

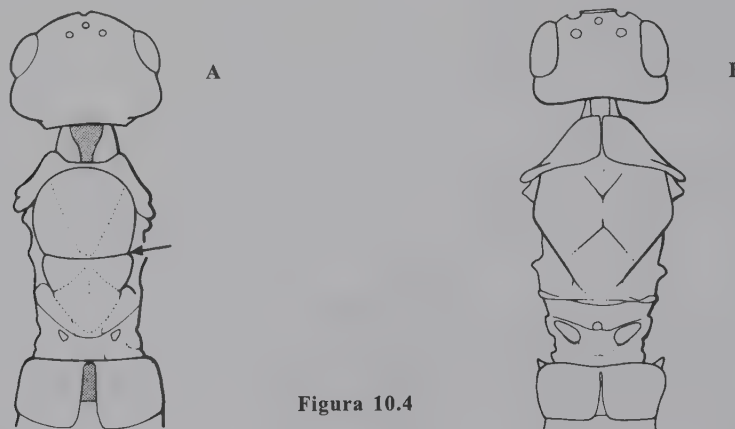


Figura 10.4

- 4(3) Mesonoto dividido por un surco transversal casi recto (Figura 10.4A) 5
- Mesonoto no dividido por un surco transversal (Figura 10.4B) 6

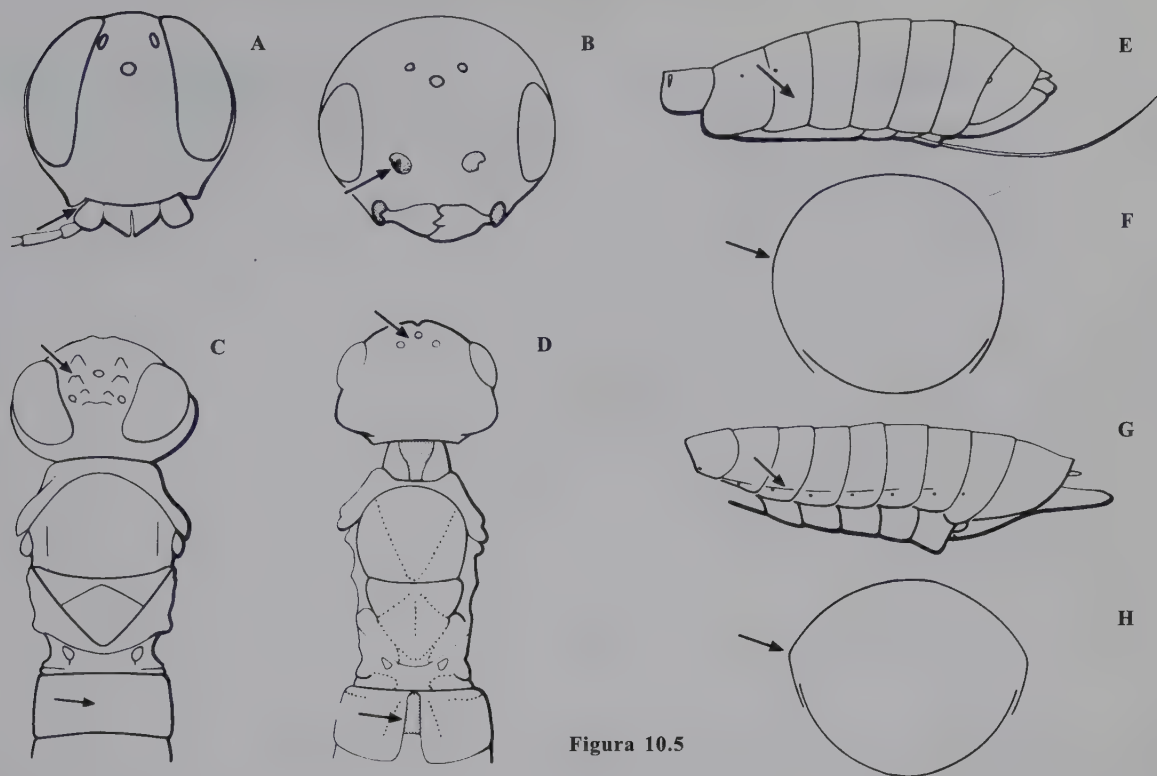


Figura 10.5

- 5(4) Tómulos en la parte baja del rostro, cerca de las partes bucales (Figura 10.5A); cabeza con una corona de protuberancias cerca del ocelo medio (Figura 10.5C); tergo abdominal 1 no dividido medialmente (Figura 10.5C); tergos abdominales lateralmente redondeados (Figura 10.5E, F) **ORUSSOIDEA**
- Tómulos en la parte medial del rostro, cabeza sin corona de protuberancias (Figuras 10.5B, D); tergo abdominal 1 dividido medialmente (Figura 10.5D); tergos abdominales angulados lateralmente (Figuras 10.5G, H) **XYPHYDRIOIDEA**

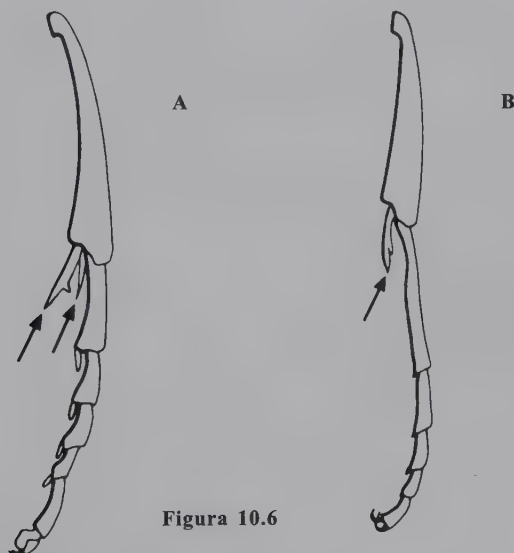


Figura 10.6

- 6(4) Protibia con dos espolones apicales, el más pequeño al menos la mitad de la longitud del más grande (Figura 10.6A) (ovipositor en forma de hoja y usualmente corto) 7
- Protibia con un espolón apical (Figura 10.6B) (ovipositor usualmente largo, delgado) 9

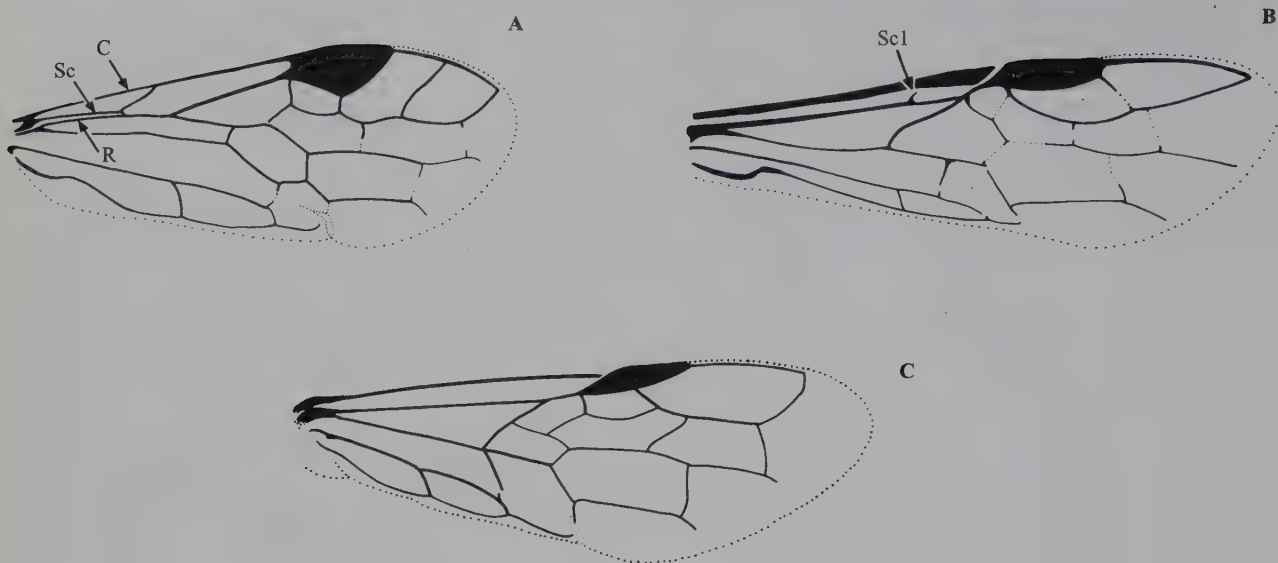


Figura 10.7

- 7(6) Ala anterior con la vena longitudinal Sc entre C y R (algunas veces R y Sc se tocan) (Figura 10.7A) **8**
 - Ala anterior sin la vena longitudinal Sc (Figura 10.7B, C) (Metatibia sin espolones preapicales o con uno; pronoto en vista dorsal con el margen posterior fuertemente cóncavo) **TENTHREDINOIDEA**

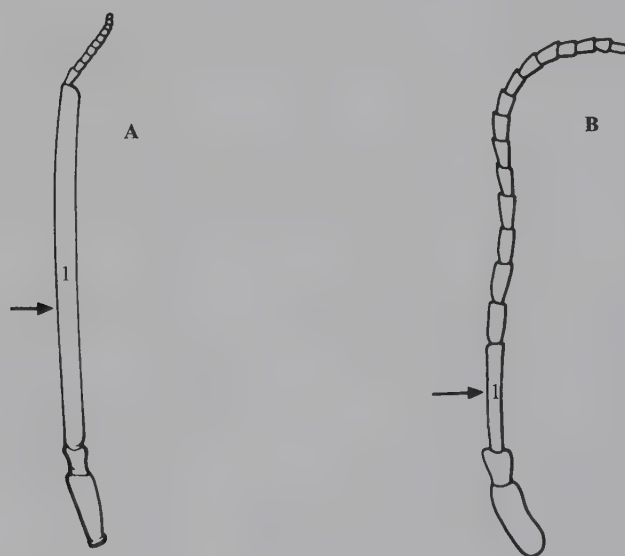


Figura 10.8

- 8(7) Primer flagelómero una a cuatro veces más largo que el resto de los flagelómeros juntos (Figura 10.8A) **XYELOIDEA**
 - Primer flagelómero menos de tres veces la longitud combinada de los siguientes tres flagelómeros (Figura 10.8B) **PAMPILIOIDEA**

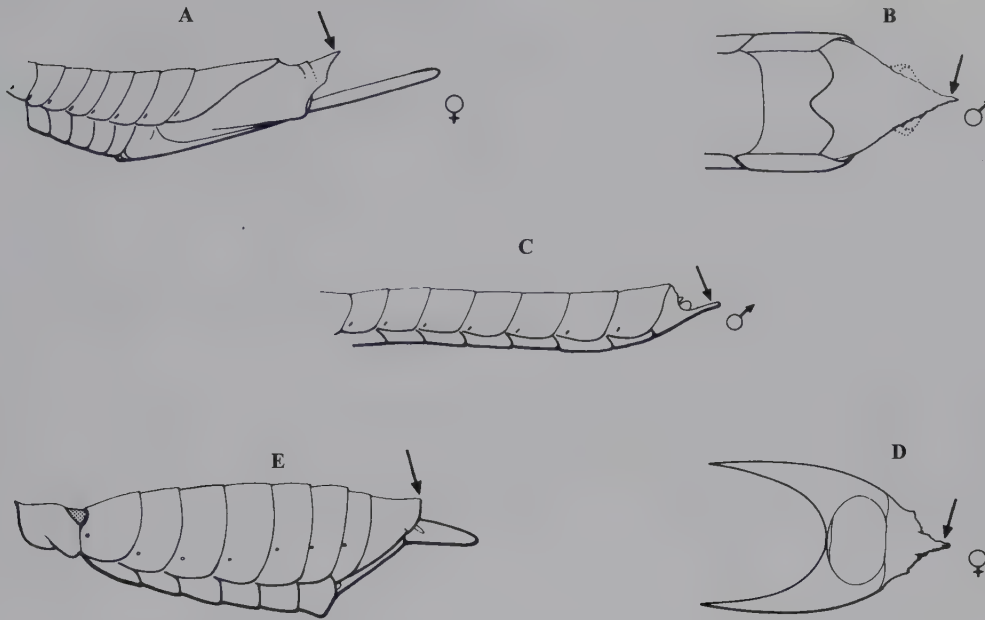


Figura 10.9

- 9(6) Último tergo de la hembra y último esterno del macho con proyecciones cilíndricas, medianas y apicales con punta cóncava (Figura 10.9A, B, C, D) **SIRICOIDEA**
 - Último tergo y esterno de ambos sexos delgado apicalmente y sin proyecciones cilíndricas (Figura 10.9E)
 **CEPHOIDEA**

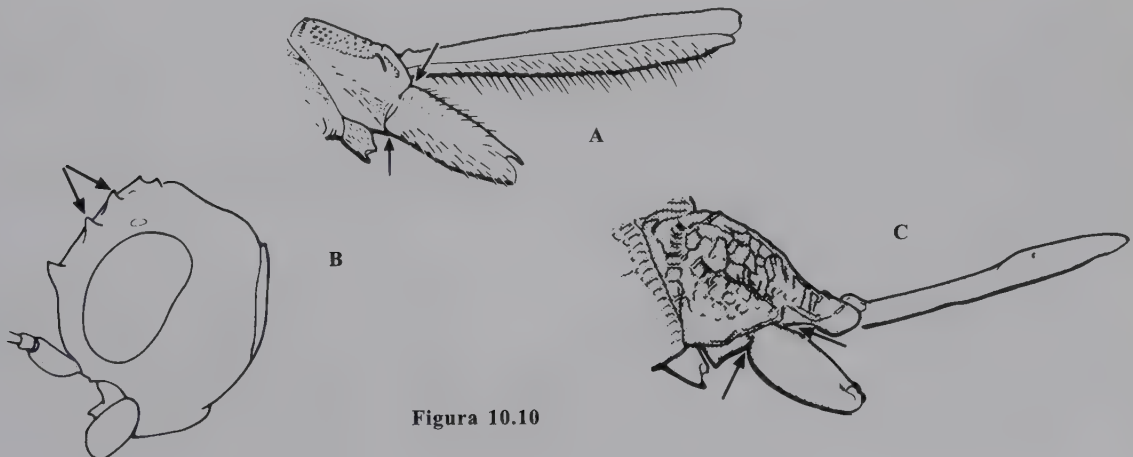


Figura 10.10

- 10(2) Cabeza con corona de dientes alrededor de los ocelos medios (Figura 10.10B); metacoxa ancha en la base (Figura 10.10A) **STEPHANOIDEA**
 - Cabeza sin corona de dientes alrededor del ocelo medio; metacoxa estrechándose en la base (Figura 10.10C) **11**

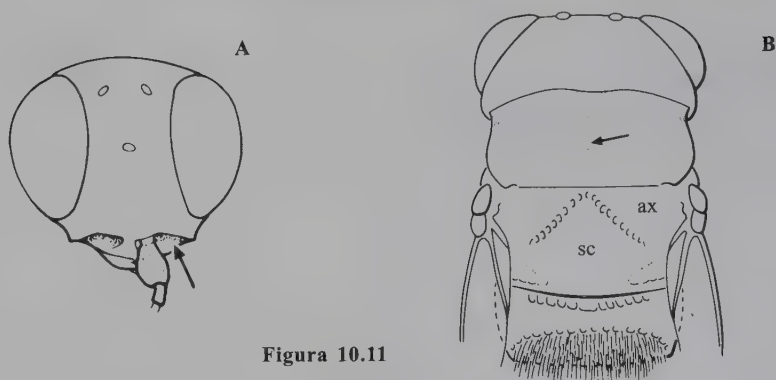


Figura 10.11

- 11(10)** Espacio malar con una profunda depresión que recibe el escapo (margen superior de la depresión usualmente carenada) (Figura 10.11A); mesoscudo con una axila (ax) grande, triangular, tan grande como el escutelo (sc) y con un surco medio (Figura 10.11B), cuerpo mayor a 3 mm; antena con 12 flagelómeros..... **MEGALYROIDEA**
- Espacio malar sin ninguna depresión; si presenta axila triangular grande y surco medio, longitud del cuerpo menor a 3 mm; antena raramente con 12 flagelómeros **12**

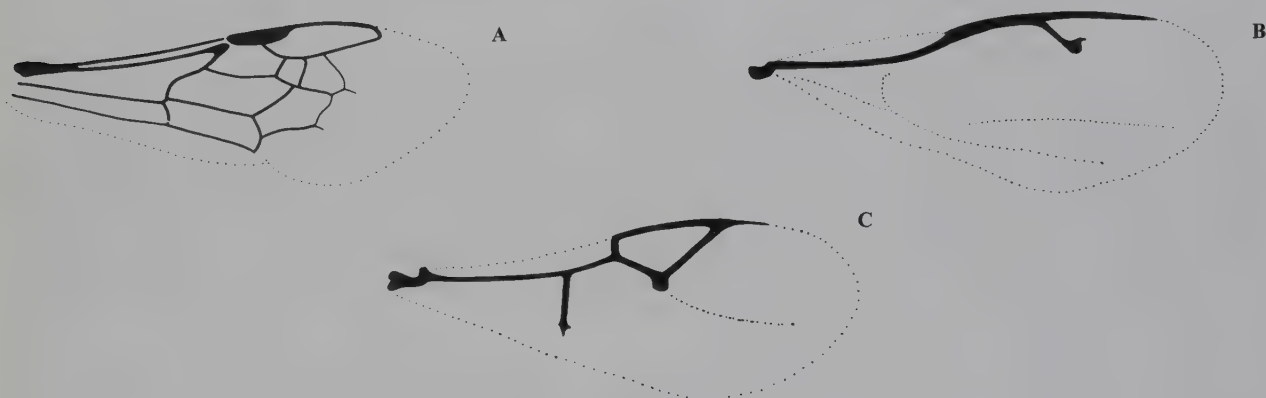


Figura 10.12

- 12(11)** Ala anterior con tres o más celdas cerradas (Figura 10.12A); cuerpo usualmente de más de 5 mm de longitud **13**
- Ala anterior con dos o menos celdas cerradas, venación reducida o ausente (Figura 10.12B,C); cuerpo rara vez de más de 5 mm de longitud **31**

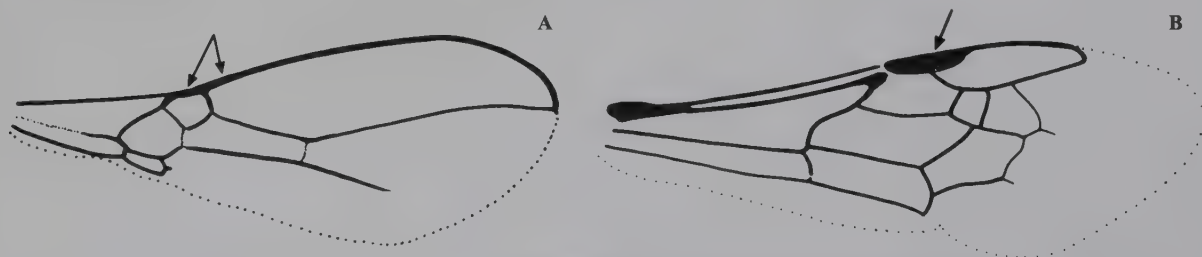


Figura 10.13

- 13(12)** Ala anterior sin estigma (Figura 10.13A) **14**
- Ala anterior con estigma (Figura 10.13B) **16**

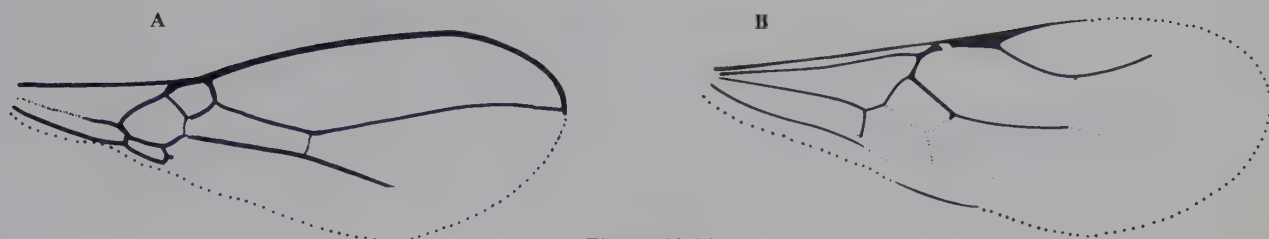


Figura 10.14

- 14(13) Ala anterior con al menos 5 celdas cerradas (Figura 10.14A) 15
 - Ala anterior con sólo 3 o 4 celdas cerradas (Figura 10.14B) 31

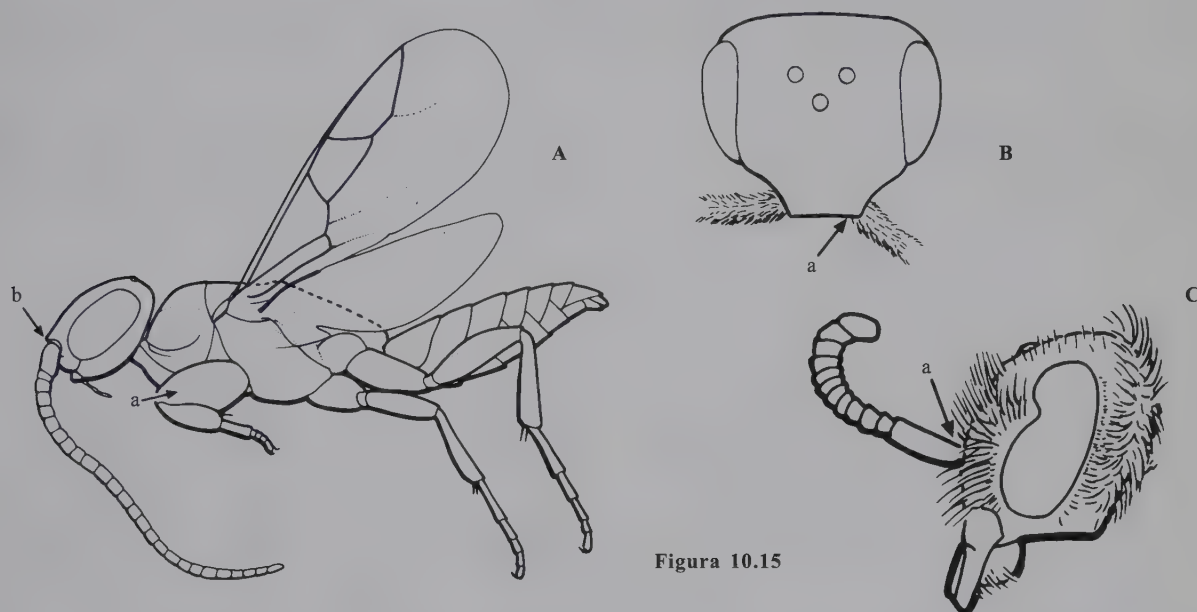


Figura 10.15

- 15(14) Profémur fuertemente ensanchado, tan ancho o más que el metafémur (Figura 10.15A, a); antena con 18 o más flagelómeros; tórulos bajo una proyección transversa en el extremo frontal de la cabeza (Figuras 10.15A, b y 10.15B, a) [Sclerogibbidae] **CHRYSIDOIDEA**
 - Profémur más pequeño que el metafémur; antena con 10 o más flagelómeros; tórulos cerca de la parte media de la cabeza y no bajo una proyección transversa (Figura 10.15C, a) 16

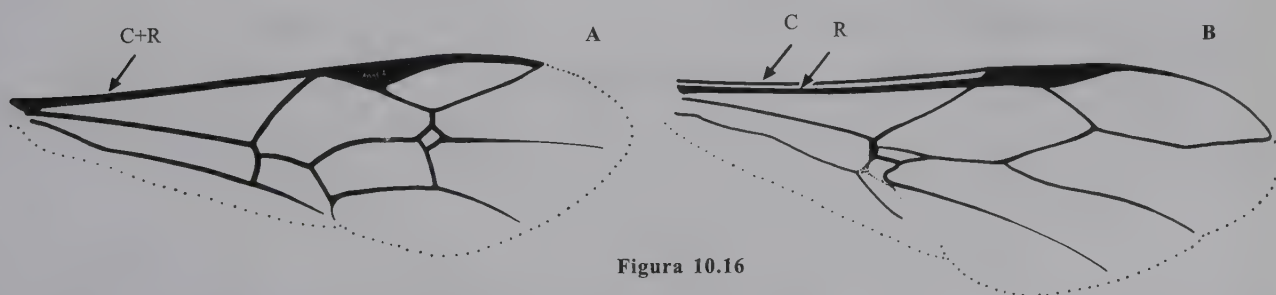


Figura 10.16

- 16(13, 15) Ala anterior sin celda costal, venas C y R tocándose o fusionadas (Figura 10.16A) (ala anterior aparentemente con sólo 3 venas longitudinales basalmente) 17
 - Ala anterior con celda costal, venas C y R separadas (Figura 10.16B) (ala anterior con 4 venas longitudinales separadas basalmente) 19

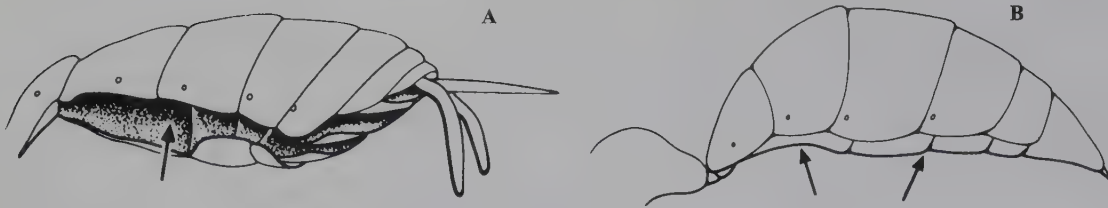


Figura 10.17

- 17(16)** Esternos abdominales menos esclerotizados que los tergos (Figura 10.17A); esternos anteriores (usualmente los metasomales 1-3) divididos cada uno en varios escleritos, que en ejemplares en seco pueden colapsarse y dar una falsa apariencia de concavidad [Unos pocos Chrysidinae pueden llegar hasta aquí en la clave, pero estas avispas son metálicas brillantes verde o azul, y con sólo tres tergos visibles en el metasoma] la mayoría de **ICHNEUMONOIDEA**
- Esternos abdominales tan esclerotizados como los tergos (Figura 10.17B); esternos anteriores (usualmente los metasomales 1-3) no divididos cada uno en varios escleritos **18**
- 18(17)** Antena con 10 u 11 flagelómeros **22**
- Antena con 12 o más flagelómeros unos pocos **ICHNEUMONOIDEA**

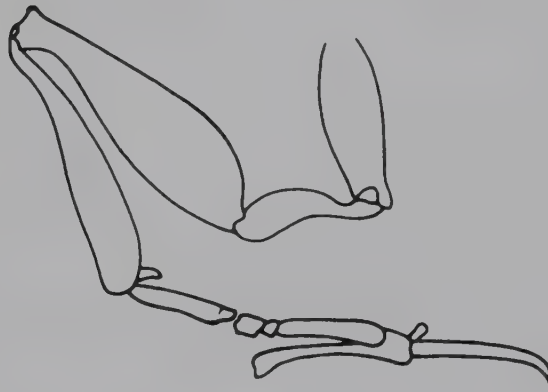


Figura 10.18

- 19(16)** Antena con 8 flagelómeros (la mayoría de hembras con el protarso especializado en forma de pinza, (Figura 10.18) [muchos Dryinidae, algunos Embolemidae] **CHRYSIDOIDEA**
- Antena con 10 o más flagelómeros **20**

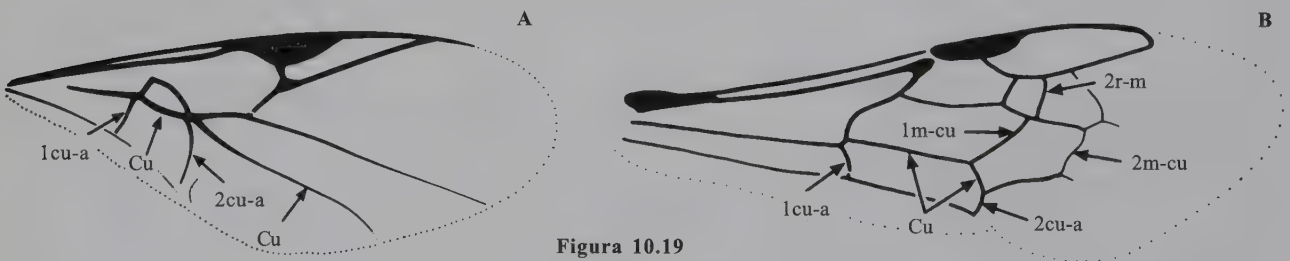


Figura 10.19

- 20(19)** Ala anterior con la vena Cu casi recta; vena 2cu-a tan larga o más larga que 1cu-a, venas 2r-m y 2m-cu ausentes (Figura 10.19A)..... algunos **PROCTOTRUPOIDEA**
- Ala anterior con la vena Cu en ángulos abruptos de 30° a 90° en su parte posterior; vena 2cu-a usualmente menos de la mitad de la longitud de 1cu-a; usualmente venas 2r-m y 2m-cu presentes (Figura 10.19B) **21**



Figura 10.20

- 21(20)** Antena con 14 o más flagelómeros; tarsómeros 1-4 con proyecciones apicoventrales, pequeñas, digitiformes y carnosas (Figura 10.20) **TRIGONALYOIDEA**
- Antenas con 10 u 11 flagelómeros; tarsómeros 1-4 sin dichas proyecciones, o raramente con pequeños lóbulos planos **22**

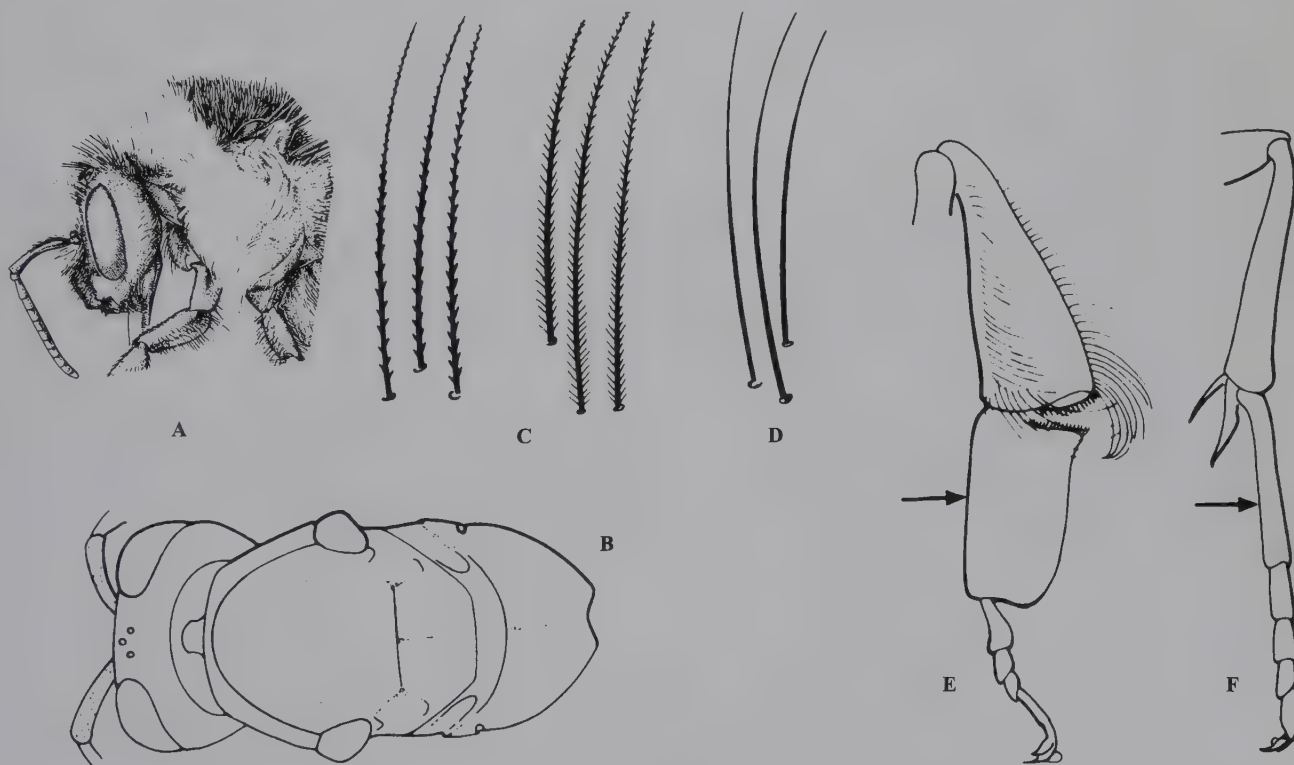


Figura 10.21

- 22(18, 21)** Suturas torácicas que rodean la tégula oscurecidas por densos pelos (Figura 10.21A); algunos pelos del cuerpo, especialmente en el propodeo, plumosos (Figura 10.21C); primer tarsómero de la pata posterior aplanado, mucho más ancho que el tarsómero 2 (Figura 10.21E) algunos «Apiformes» **APOIDEA**
- Suturas torácicas que rodean la tégula visibles (Figura 10.21B); pelos del cuerpo, especialmente en el propodeo, usualmente simples (Figura 10.21D); primer tarsómero de la pata posterior cilíndrico, no más ancho que el tarsómero 2 (Figura 10.21F) **23**

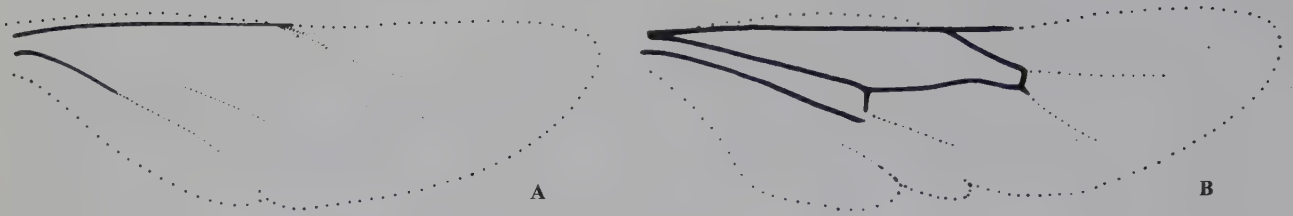


Figura 10.22

- 23(22) Ala posterior sin celdas cerradas (Figura 10.22A) 24
 - Ala posterior con 1-3 celdas cerradas (Figura 10.22B) 26

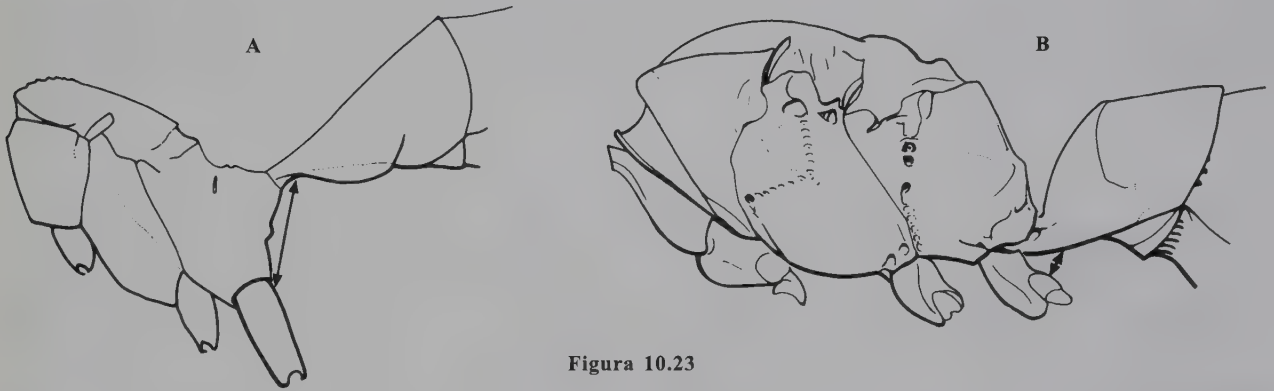


Figura 10.23

- 24(23) Inserción del metasoma en la parte superior del propodeo (Figura 10.23A) muchos **EVANIOIDEA**
 - Inserción del metasoma en la parte inferior del propodeo, contigua a la coxa posterior (Figura 10.23B) 25

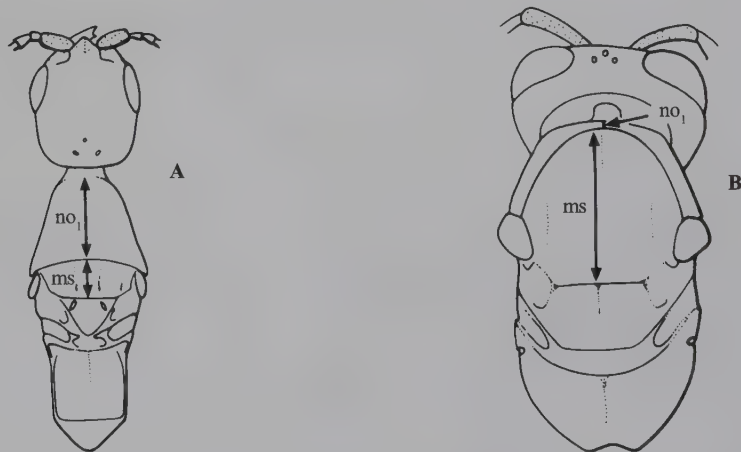


Figura 10.24

- 25(24) Pronoto (no_1) más de la mitad de la longitud del mesoscuto (ms) (Figura 10.24A) muchos **CHRYSIDOIDEA**
 - Pronoto (no_1) menos de la mitad de la longitud del mesoscuto (ms) (Figura 10.24B) 26

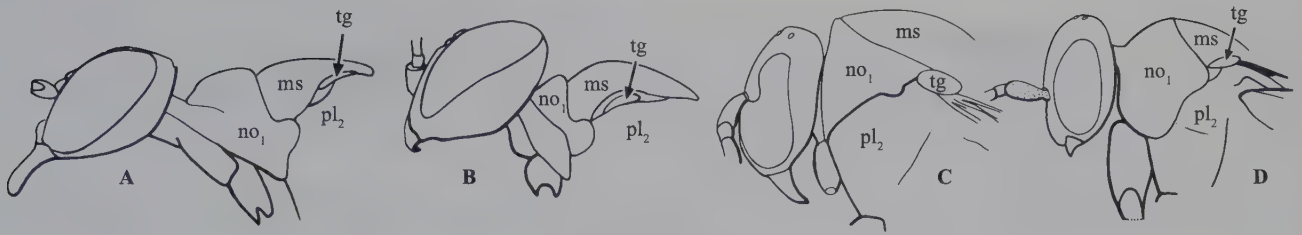


Figura 10.25

- 26(23, 25)** Tégula (tg) separada del pronoto (no_1) de tal forma que el mesoscuto (ms) toca la mesopleura (pl_2) (Figura 10.25A,B) **27**
- Tégula (tg) toca el pronoto (no_1) cuando las alas están plegadas, de tal forma que el mesoscuto (ms) queda separado de la mesopleura (pl_2) por la tégula (Figura 10.25C,D) **28**

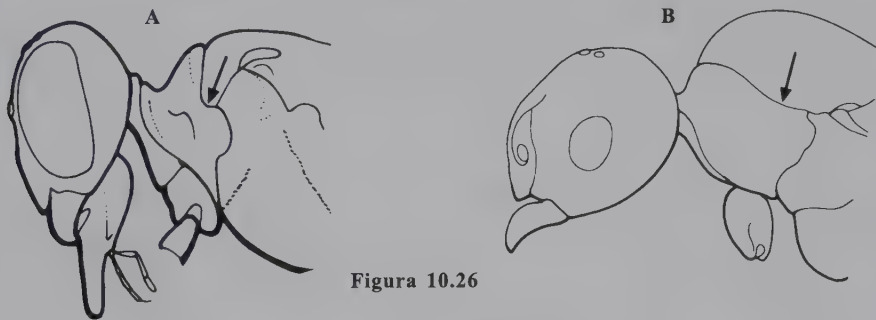


Figura 10.26

- 27(26)** Pronoto en vista lateral con el margen posterior con un lóbulo redondeado conspicuo y margen dorsal del lóbulo formando una concavidad en ángulo de 30°- 90° con el margen pronotal (Figura 10.26A) muchos **APOIDEA**
- Pronoto en vista lateral sin un lóbulo redondeado conspicuo y margen dorsal del lóbulo formando una débil concavidad (Figura 10.26B); algunos Formicidae **VESPOIDEA**

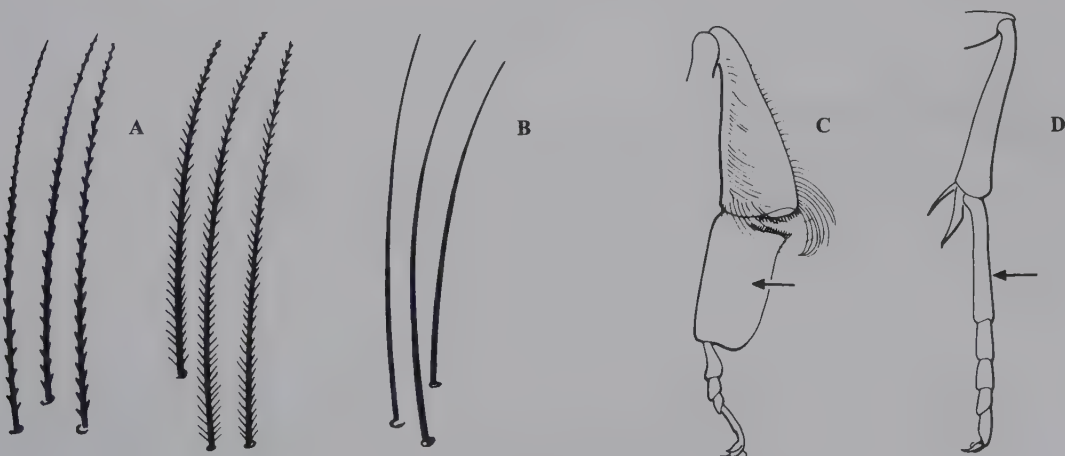


Figura 10.27

- 28(26)** Pelos del cuerpo plumosos (en 40 aumentos o más), especialmente en el propodeo, bases de las alas, coxas y márgenes de los tergos (Figura 10.27A); primer tarsómero de la pata posterior aplanado, mucho más ancho que el tarsómero 2 (Figura 10.27C); algunos Megachilidae **APOIDEA**
- Pelos del cuerpo usualmente simples (Figura 10.27B); primer tarsómero de la pata posterior cilíndrico, no más ancho que el tarsómero 2 (Figura 10.27D) **29**

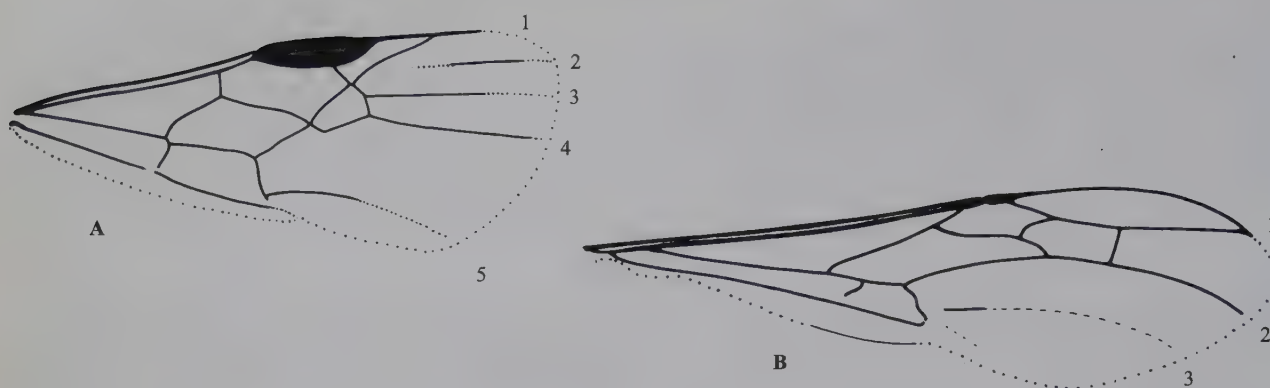


Figura 10.28

- 29(28) Ala anterior con 4-5 venas aproximándose o tocando el margen apical más allá del estigma (Figura 10.28A) **CHRYSIDOIDEA**
 - Ala anterior con 3 (rara vez 4) venas aproximándose o tocando el margen apical más allá del estigma (Figura 10.28B) **30**

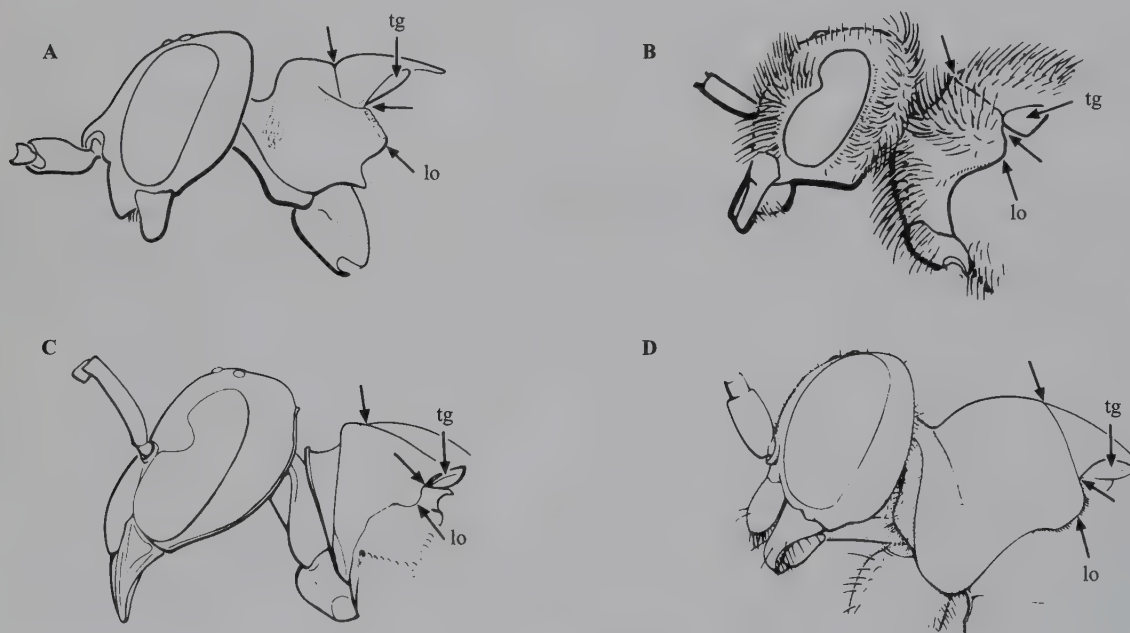


Figura 10.29

- 30(29) Pronoto en vista lateral con la parte transversa media uniéndose con el mesoscuto en un ángulo agudo o en un surco profundo; parte posteromedial del margen pronotal en vista dorsal más bien recta y reuniéndose con el margen superior del lóbulo posterior en una curva aguda, formando aproximadamente un ángulo recto (Figura 10.29A); tégula (tg) toca la parte protuberante del lóbulo (lo) sobre el margen posterior del pronoto (Figura 10.29A) pocos **APOIDEA**
 - Pronoto en vista lateral con la parte transversa media uniéndose suavemente hasta el nivel del mesonoto, sin elevarse en un lóbulo transverso; margen posterior del pronoto frecuentemente sin lóbulo, el lóbulo definido por ángulos cóncavos arriba y abajo; si hay lóbulo prominente está por completo bajo la tégula; margen posterior del pronoto en vista dorsal forma una curva uniforme que continúa hasta la tégula o apunta sobre esta (Figura 10.29B, C, D); tégula (tg) toca el margen pronotal, pero en contacto sobre cualquier lóbulo prominente (lo) que pueda estar presente sobre el margen posterior (Figura 10.29B, C, D) muchos **VESPOIDEA**

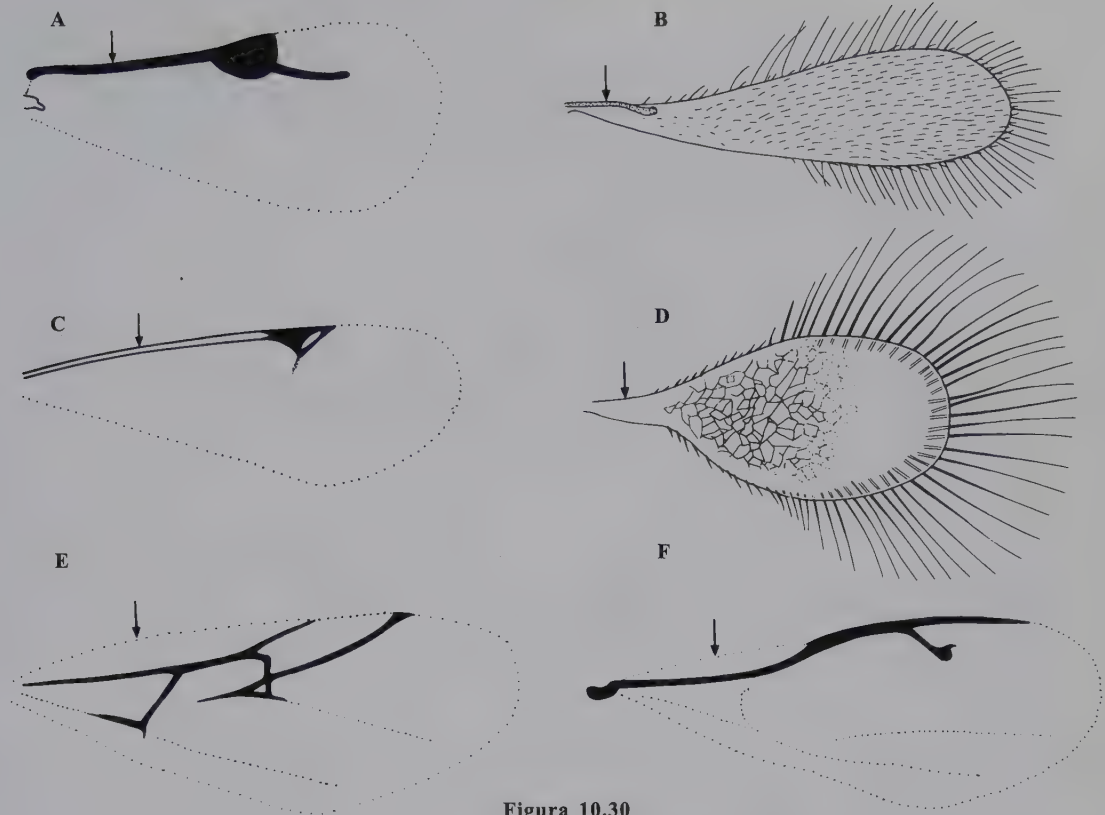


Figura 10.30

- 31(12,14)** Ala anterior con una vena tubular (C o C + R) sobre la parte basal del margen anterior (ala anterior algunas veces con venas adicionales) (Figura 10.30A, B, C) **32**
- Ala anterior sin una vena tubular (C ausente) sobre la parte basal del margen anterior (una vena puede encontrarse sobre la mitad apical del margen anterior); algunas veces ala anterior sin venación (Figura 10.30D,E,F) **40**

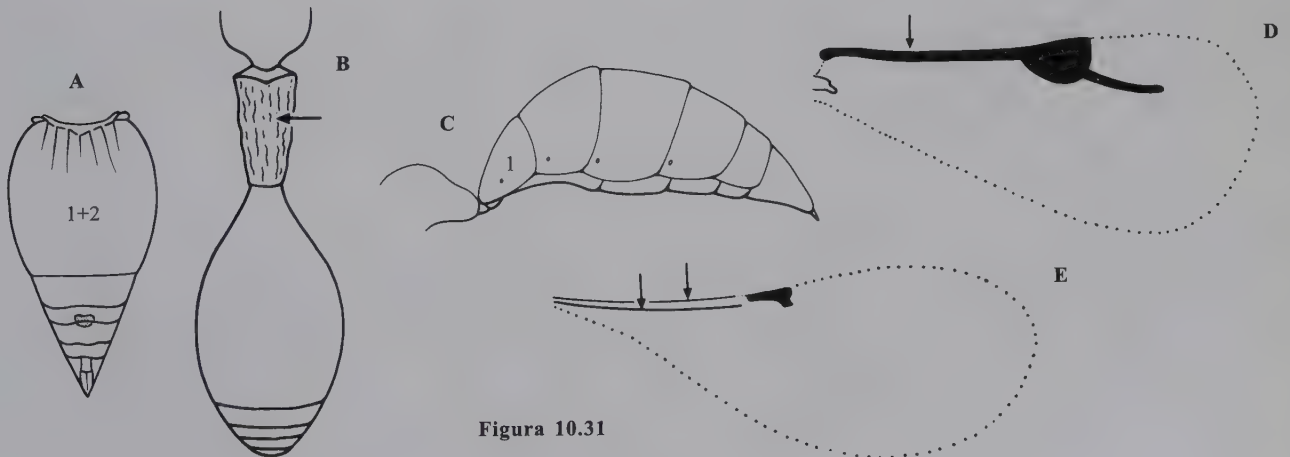


Figura 10.31

- 32(31)** Tergo metasomal aparente 1 (1+2) muy grande (el verdadero tergo 1 pequeño y fusionado al tergo 2) (Figura 10.31A); ala anterior con sólo una vena sobre el margen anterior (Figura 10.31D) **CERAPHRONOIDEA**
- Tergo metasomal 1 de la misma longitud o más corto que los otros (Figura 10.31B,C); ala anterior usualmente con dos venas cerca al margen anterior (Figura 10.31E) **33**

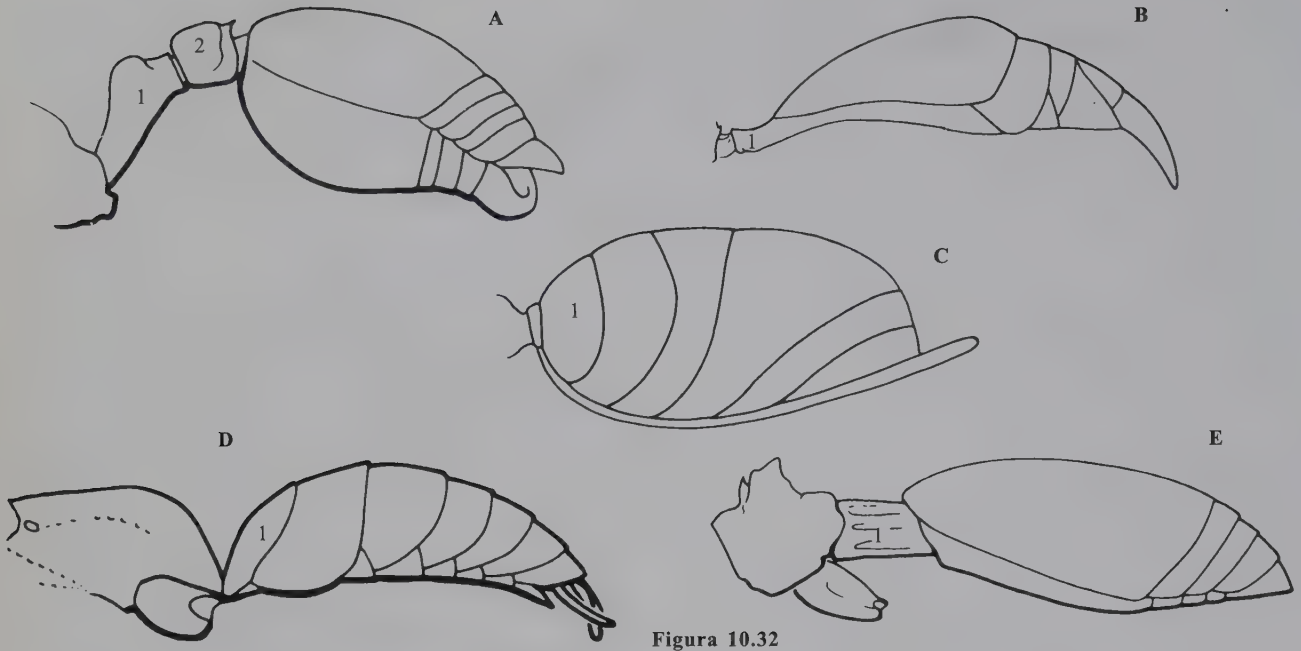


Figura 10.32

- 33(32) Primer segmento metasomal en forma de nodo; el segundo también puede ser en forma de nodo (Figura 10.32A)..... unos pocos Formicidae **VESPOIDEA**
 - Primer segmento metasomal variable, pero no en forma de nodo (Figura 10.32B,C,D,E) 34

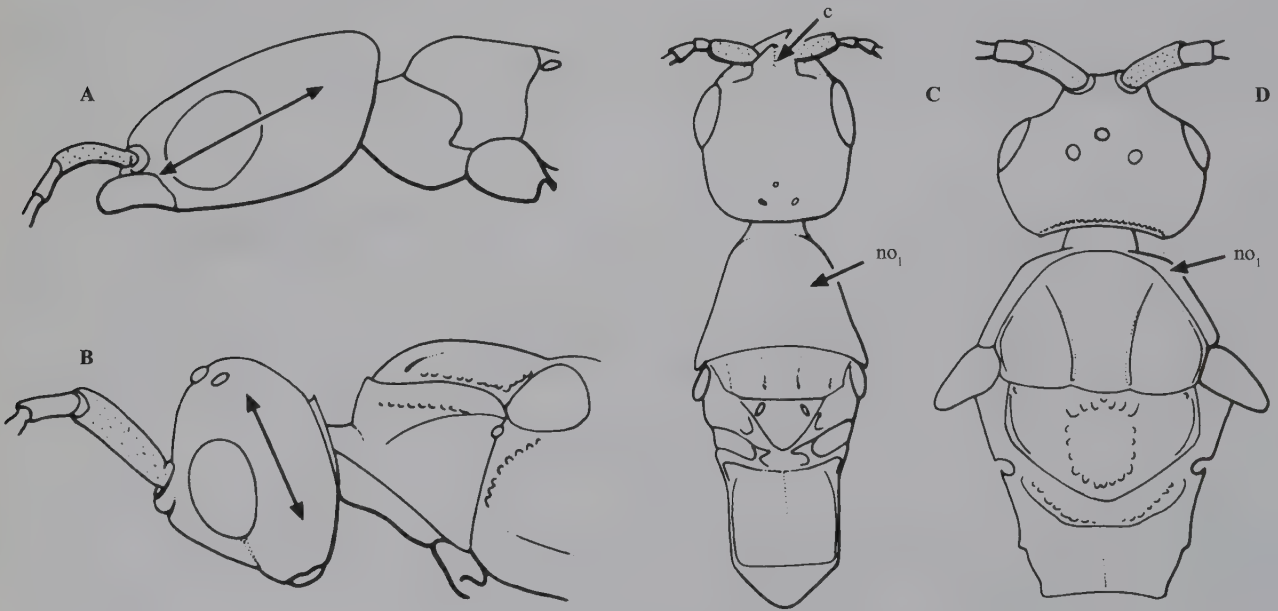


Figura 10.33

- 34(33) Cabeza prognata (Figura 10.33A); pronoto (no1) en vista dorsal en forma de pirámide trunca y clipeo casi siempre con una carena media longitudinal (c) (Figura 10.33C) algunos Bethyidae **CHRYSIDOIDEA**
 - Cabeza no prognata (Figura 10.33B); pronoto (no1) en forma de U y clipeo sin una carena media (Figura 10.33D) ... 35

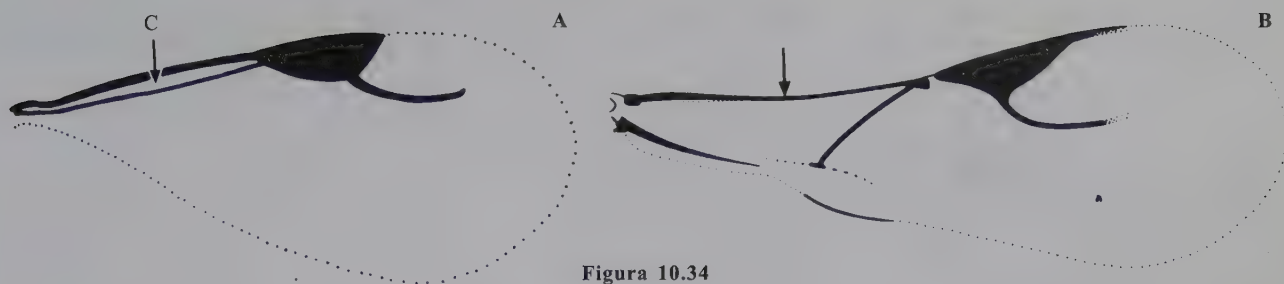


Figura 10.34

- 35(34) Ala anterior con las venas C y R encerrando una larga y delgada celda costal (C) (Figura 10.34A); celda costal se extiende desde cerca de la base hasta cerca al estigma sobre el escote costal 36
- Ala anterior con sólo una vena aparente sobre el margen anterior (Figura 10.34B); celda costal ausente o débilmente formada 39

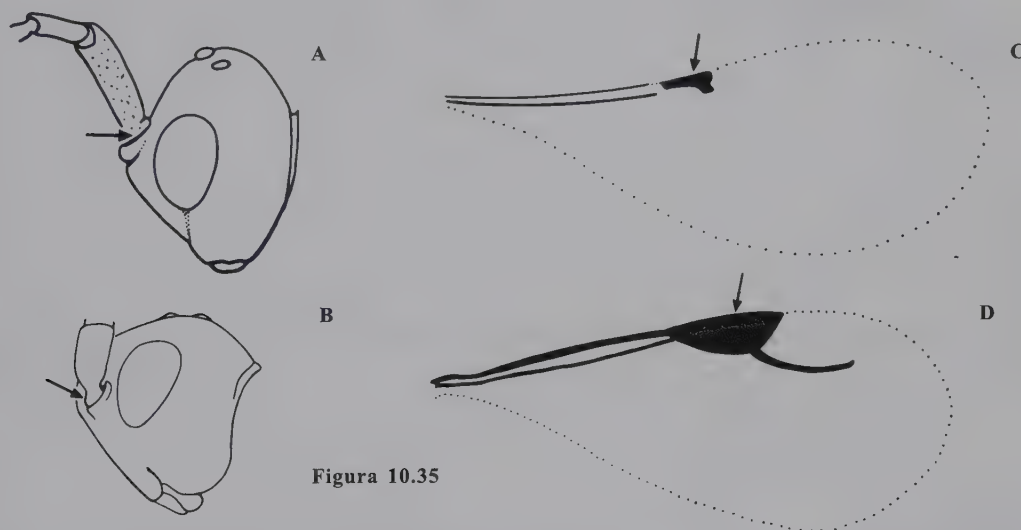


Figura 10.35

- 36(35) Tórulo dirigido hacia arriba, sobre una saliente de la frente (se observa mejor en vista lateral) (Figura 10.35A); ala anterior sin estigma (a veces puede haber una pequeña esclerotización parecida a un estigma) (Figura 10.35C); algunos Diapriidae **PROCTOTRUPOIDEA**
- Tórulo dirigido hacia adelante, nivelado con la frente, raramente sobresaliendo (Figura 10.35B); ala anterior con estigma (Figura 10.35D) 37

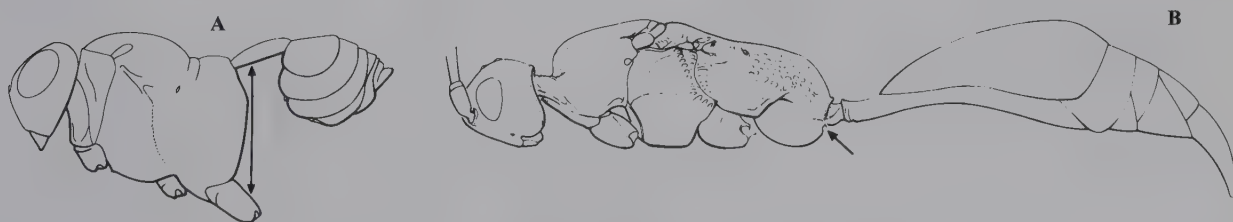


Figura 10.36

- 37(36) Mesosoma surge en la parte alta del propodeo (Figura 10.36A); distancia entre el foramen propodeal y la cavidad metacoxal mayor al ancho de cualquiera de las aberturas; unos pocos Evaniidae **EVANIOIDEA**
- Mesosoma surge en la parte baja del propodeo (Figura 10.36B); foramen propodeal más cerca a la metacoxa que el ancho de la metacoxa o metasoma y metacoxa con una abertura común 38

- 38(37)** Antena con 8 flagelómeros; algunos Dryinidae y Embolemidae **CHRYSIDOIDEA**
 - Antena con 10 o más flagelómeros algunos **PROCTOTRUPOIDEA**

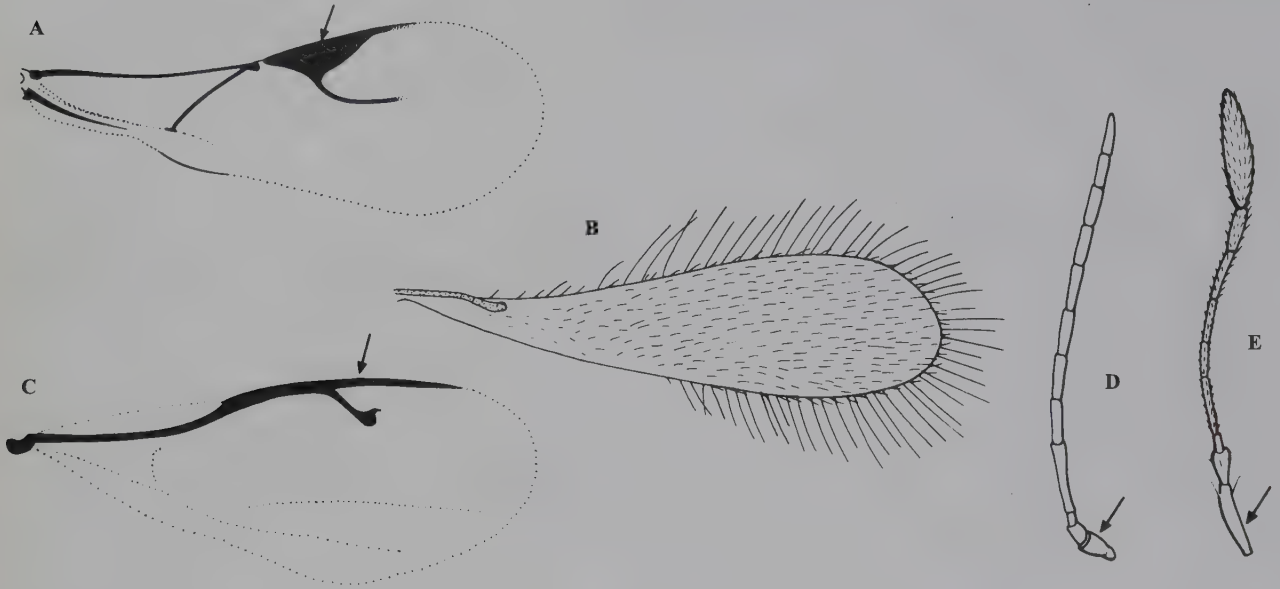


Figura 10.37

- 39(35)** Ala anterior con estigma (Figura 10.37A); longitud del escapo no más de dos veces su ancho (Figura 10.37D);
 unos pocos **ICHNEUMONOIDEA**
 - Ala anterior sin estigma (Figura 10.37B,C); escapo usualmente más de tres veces más largo que ancho (Figura 10.37E);
 **40**

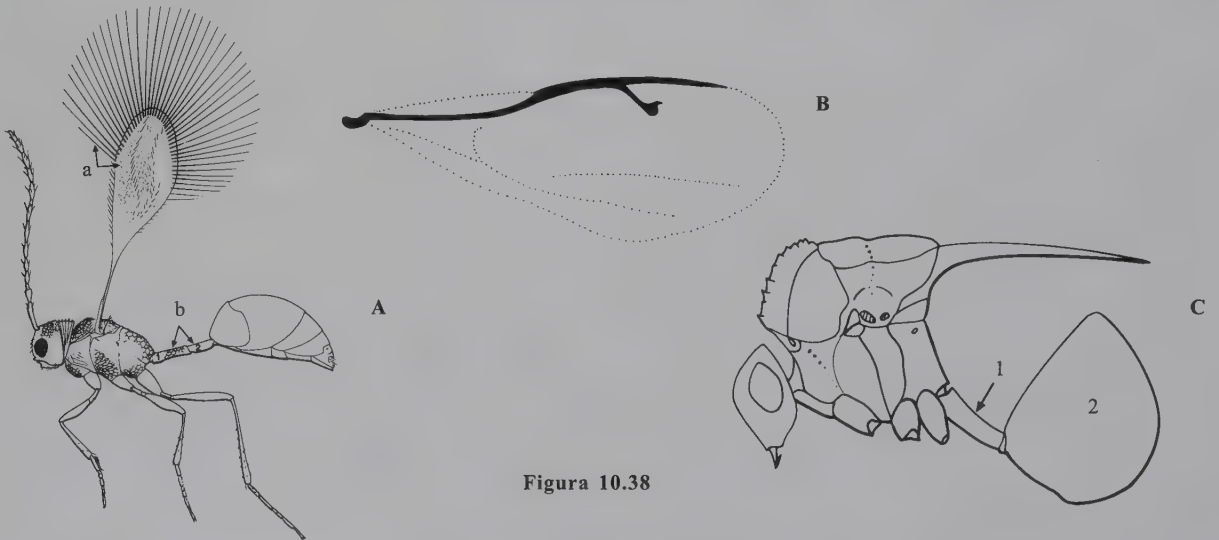


Figura 10.38

- 40(39)** Ala anterior en forma de cuchara, con largos pelos marginales y membrana reticulada (Figura 10.38A, a); ala posterior diminuta, hendida apicalmente (60 aumentos); tergos metasomales 1 y 2 cilíndricos y mucho más pequeños que los otros (Figura 10.38A, b); cuerpo de 0.8 mm o menos **MYMAROMMATOIDEA**
 - Ala anterior de diferentes formas; si tiene pelos marginales la membrana no es reticulada (Figura 10.38B); ala posterior más grande, no hendida apicalmente; metasoma con un segmento cilíndrico o ninguno (Figura 10.38C) **41**

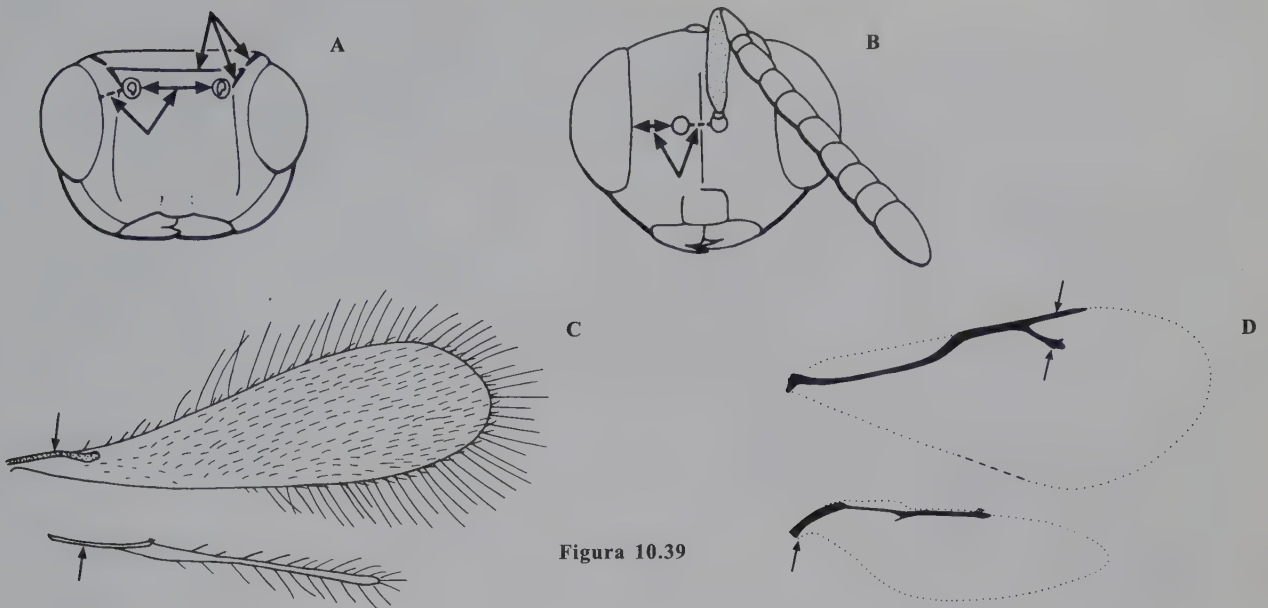


Figura 10.39

- 41(40) Cabeza con una marca en forma de H entre los ojos, ocelos y tóbulos (Figura 10.39A); tóbulos usualmente más cerca de los ojos que entre sí (Figura 10.39A); ala posterior pedunculada en la base (Figura 10.39C); Mymaridae **CHALCIDOIDEA**
- Cabeza sin marcas en forma de H (Figura 10.39B); tóbulos usualmente más cerca entre sí (Figura 10.39B); ala posterior no pedunculada en la base (Figura 10.39D) **42**

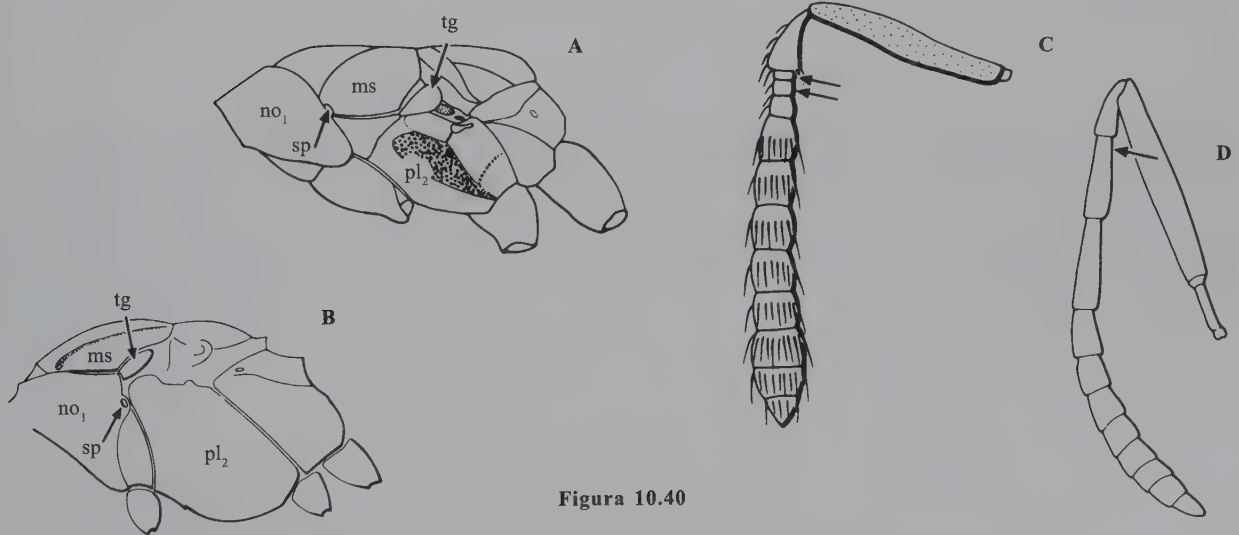


Figura 10.40

- 42(41) Pronoto (no₁) en vista lateral usualmente separado de la tégula (tg) (Figura 10.40A); cuerpo frecuentemente con color metálico o antena con al menos un diminuto flagelómero en forma de anillo sobre el pedicelo, o ambos rasgos (Figura 10.40C) **CHALCIDOIDEA**
- Pronoto se extiende hasta la tégula (Figura 10.40B); cuerpo raramente metálico y antena sin al menos un diminuto flagelómero en forma de anillo sobre el pedicelo (Figura 10.40D) **43**

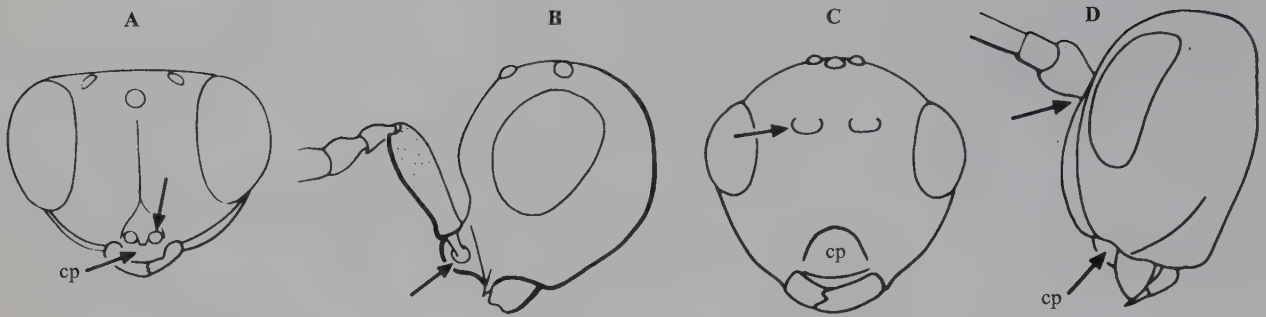


Figura 10.41

- 43(42)** Tórulo, por lo regular, inmediatamente sobre la cavidad oral; pero si está más alto, entonces inmediatamente sobre el ápice del triángulo clipeal (cp) (Figura 10.41A, B) **44**
 - Tórulo separado por más de su propio diámetro del margen dorsal del clípeo (Figura 10.41C, D) **45**

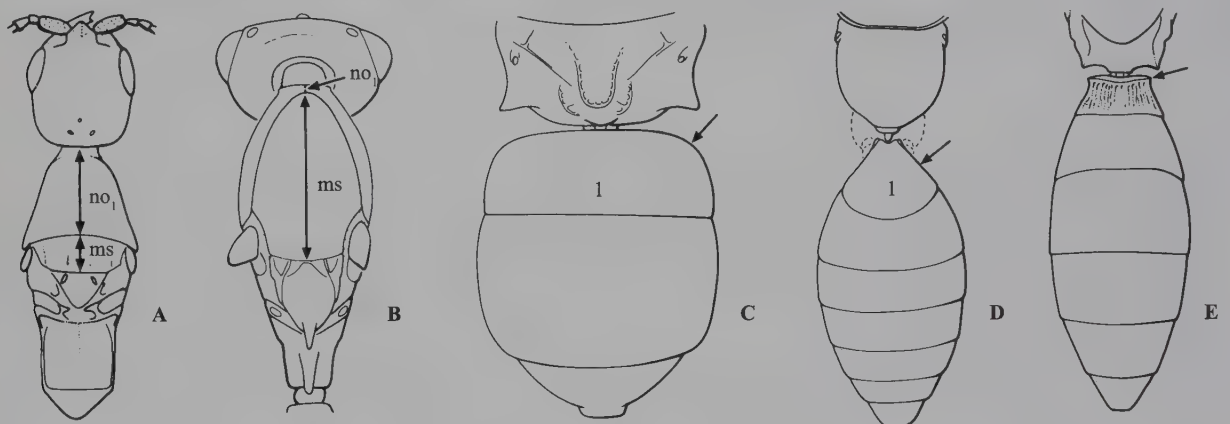


Figura 10.42

- 44(43)** Pronoto (no1) en vista dorsal en forma de pirámide trunca; longitud pronotal, en la parte media, tan larga o más que el mesoscudo (ms) (Figura 10.42A); primer segmento metasomal en vista dorsal sin las esquinas anterolaterales anguladas y con un perfil entre cónico y campaniforme (Figura 10.42C, D); algunos Bethylidae y Chrysididae **CHRYSIDOIDEA**
 - Pronoto (no1) en vista dorsal en forma de U, medialmente más corto que el mesoscudo (ms) (Figura 10.42B); primer segmento metasomal en vista dorsal con las esquinas anterolaterales anguladas, semirectangular en perfil (Figura 10.42E) **PLATYGASTROIDEA**

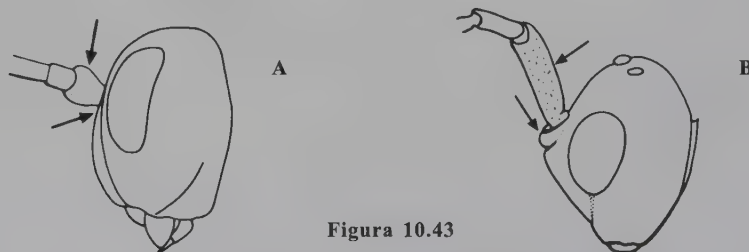


Figura 10.43

- 45(43)** Cabeza en vista lateral con tórulo hacia adelante, hacia la mitad de la frente más o menos plana, y escapo un poco más corto o más largo que el pedicelo (Figura 10.43A) **CYNIPOIDEA**
 - Cabeza en vista lateral con tórulo hacia arriba y sobresaliendo de la parte central de la cabeza, y escapo varias veces más largo que el pedicelo (Figura 10.43B); algunos Diapriidae **PROCTOTRUPOIDEA**

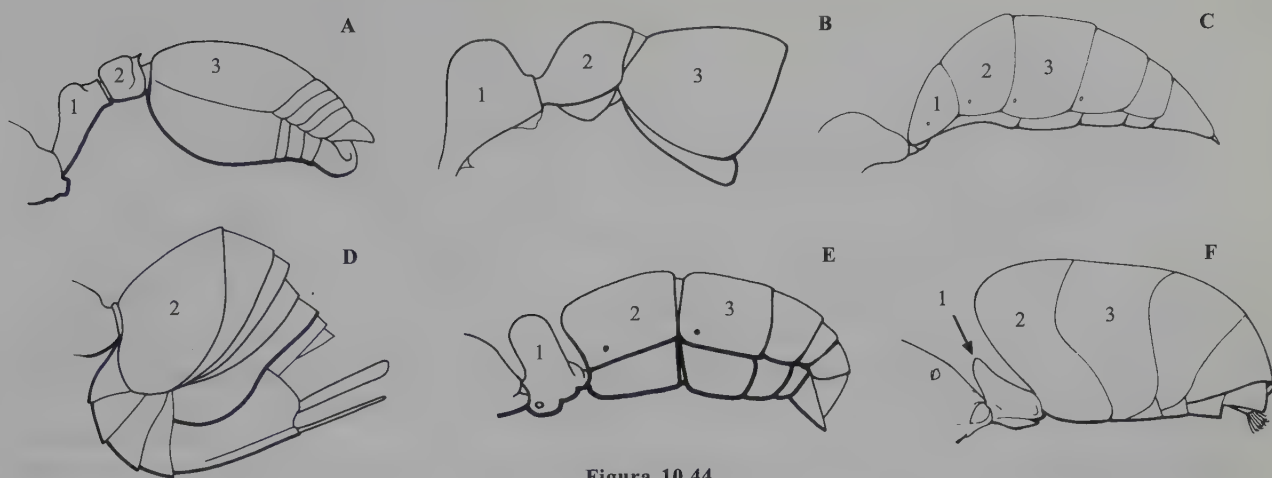


Figura 10.44

- 46(1)** Segundo segmento metasomal en forma de nodo, no más largo que el primero, usualmente más corto, y con su máximo diámetro claramente inferior al del tercer segmento (Figura 10.44A,B); muchos Formicidae y Bradinobaenidae **VESPOIDEA**
- Segundo segmento metasomal usualmente ahusado con el diámetro anterior inferior al posterior, tan largo o más que el primero (segmento 2 ocasionalmente más corto que el 1 pero sólo si éste no es nodiforme), y con su máximo diámetro igual o mayor al del tercer segmento (Figura 10.44C,D,E,F) **47**

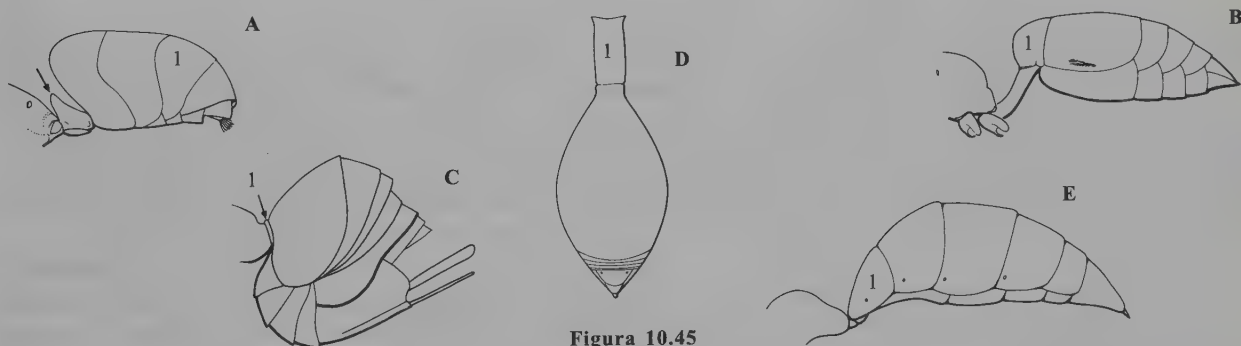


Figura 10.45

- 47(46)** Propodeo seguido de un segmento nodiforme (Figura 10.45A); hembras con glándula metapleural (visto por un orificio en la metapleura); mayoría de Formicidae **VESPOIDEA**
- Propodeo seguido posteriormente por un segmento ahusado, corto, o cilíndrico y en forma de anillo, no nodiforme (Figura 10.45B, C, D, E); hembras sin glándula metapleural **48**

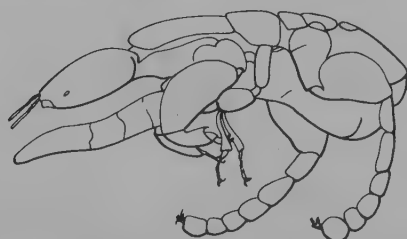


Figura 10.46

- 48(47)** Machos, exclusivamente en frutos de higos; antena más corta que la cabeza, metasoma frecuentemente largo, pálido, débilmente esclerotizado (Figura 10.46); Agaonidae **CHALCIDOIDEA**
- Hembras, o machos no asociados obligatoriamente a higos, antenas como mínimo tan largas como la cabeza, metasoma oval y usualmente más corto **49**

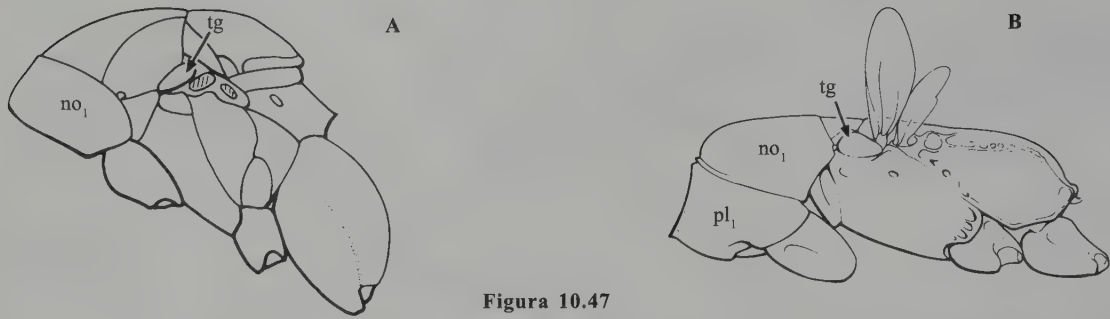


Figura 10.47

49(48) Pronoto (no_1) en vista lateral no se extiende hasta la tégula (tg) (Figura 10.47A); tegumento usualmente delgado, especialmente en la parte dorsal del metasoma; cuerpo casi siempre se colapsa en ejemplares conservados en seco

.....**CHALCIDOIDEA**

- Pronoto (no_1) en vista lateral se extiende hasta la tégula (Figura 10.47B), propleura (pl_1) algunas veces grande y no expuesta, no debe confundirse con el pronoto o el tórax muy modificado y tégula ausente; tegumento grueso; cuerpo raramente se colapsa en ejemplares en conservados en seco (excepción en la parte ventral del metasoma en icneumonidos, en los que las antenas poseen más de 13 flagelómeros) **50**

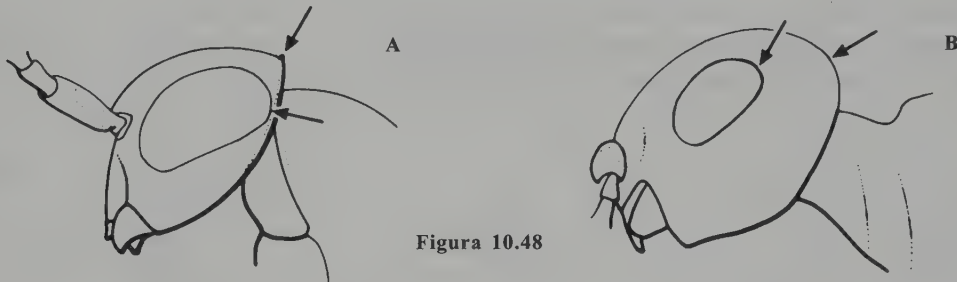


Figura 10.48

50(49) Vértice separado del occipucio por carena aguda que forma un ángulo (Figura 10.48A); ojo grande, casi tocando la carena posterior (Figura 10.48A); ala anterior se extiende hasta la base del metasoma, tégula presente; cuerpo de más de 3 mm de longitud; profémur muy grande; antena con 10 u 11 flagelómeros (*Olixon*, Rhopalosomatidae)

.....**VESPOIDEA**

- Vértice y occipucio redondeados y usualmente sin carena (Figura 10.48B); ojo usualmente pequeño y lejos de la curvatura de la cabeza (Figura 10.48B); restos de ala y tégula ausentes; si se llega a las dos primeras opciones de la alternativa opuesta (50A), entonces longitud de 2 mm o menos y antena con 5 flagelómeros, o sin tégula y sin restos de ala **51**

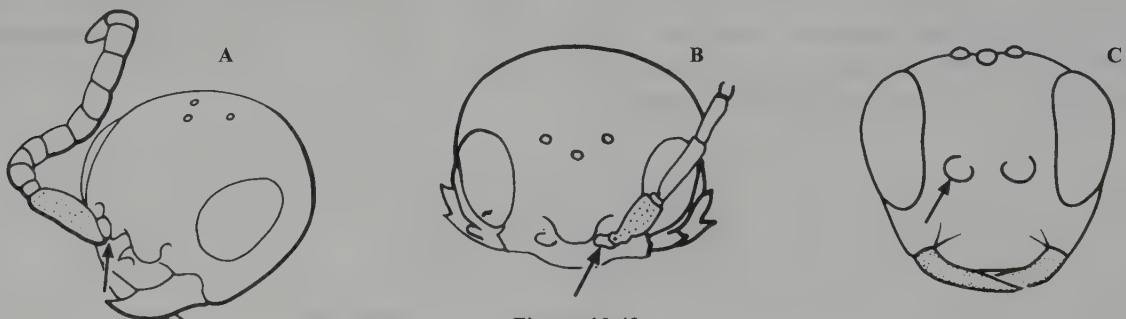


Figura 10.49

51(50) Tórulo más cerca al clépeo que su propio diámetro, usualmente tocando el margen dorsal del clépeo, y, por lo general, parcialmente oculto por un lomito sobresaliente por encima o entre los tórulos (Figura 10.49A, B)

52

- Tórulo separado del margen dorsal del clépeo por cerca de dos veces o más su propio diámetro, en vista dorsal no oculto por un lomito sobresaliente (Figura 10.49C) **62**

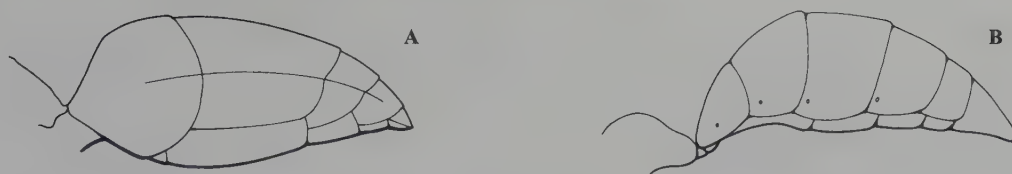


Figura 10.50

- 52(51)** Metasoma con 4-5 tergitos visibles (Figura 10.50A) (cuerpo masivo, cabeza usualmente alargada debajo del ojo y con depresiones superficiales por encima del tórulo) ; algunos Chrysididae **CHRYSIDOIDEA**
 - Metasoma con 6-8 tergitos visibles (Figura 10.50B) (cabeza sin depresiones encima del tórulo) **53**

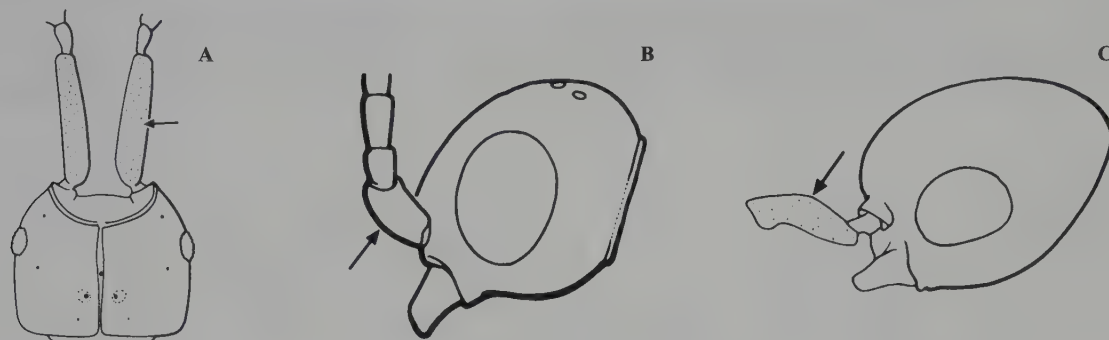


Figura 10.51

- 53(52)** Escapo con al menos cinco veces la longitud de su ancho máximo, más o menos recto, y con la radícula más o menos paralela al eje largo del escapo (Figura 10.51A); cuerpo de menos de 3 mm; metasoma sin espiráculos visibles **54**
 - Escapo usualmente menos de tres veces la longitud de su ancho máximo, pero si más largo, entonces sinuado con la radícula extendiéndose en ángulo recto con el eje del escapo (Figura 10.51B,C); cuerpo de 2 a 30 mm; metasoma con al menos dos pares de espiráculos visibles (en los segmentos 1 y 2) **56**

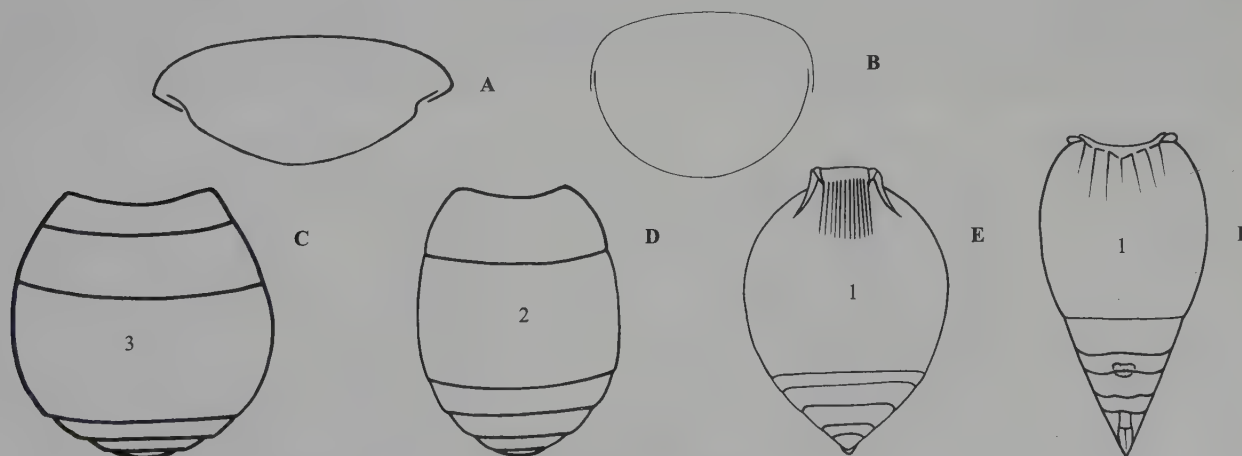


Figura 10.52

- 54(53)** Metasoma usualmente en forma de lente en sección transversal, más ancho que alto, con los lados generalmente formando ángulos agudos (Figura 10.52A); tergitos metasomales 2 o 3 los más grandes (Figura 10.52C, D) algunos **PLATYGASTROIDEA**
 - Metasoma usualmente no en forma de lente en sección transversal, más o menos tan ancho como alto, con los lados redondeados (Figura 10.52B); metasoma con el tergo aparente 1 el más grande, al menos tres veces más largo que cualquiera otro (Figura 10.52E, F) **55**

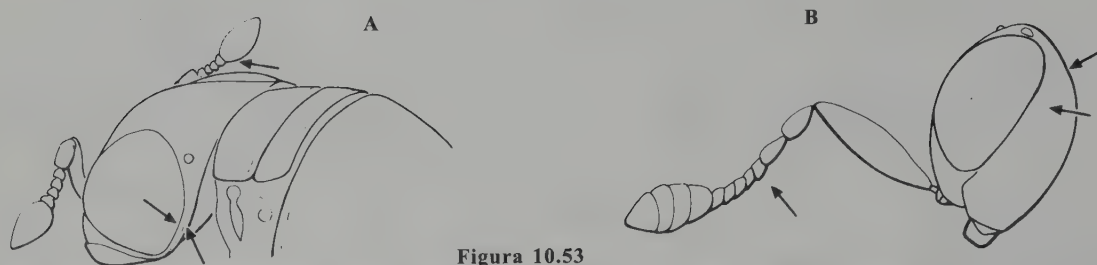


Figura 10.53

- 55(54)** Antena con cinco flagelómeros (Figura 10.53A); vértice separado del occipucio por un ángulo agudo y carenado (Figura 10.53A); ojo grande, casi tocando la carena posterior de la cabeza (Figura 10.53A) algunos **PLATYGASTROIDEA**
- Antena con más de cinco flagelómeros (Figura 10.53B); vértice y occipucio redondeados, o, como mucho, vértice posteriormente semiagudo (Figura 10.53B); ojo no toca el margen posterior de la cabeza (Figura 10.53B) algunos **CERAPHRONOIDEA**

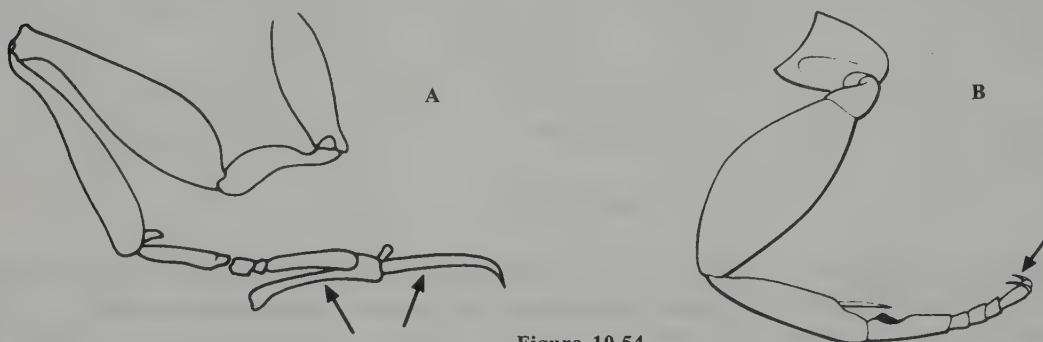


Figura 10.54

- 56(53)** Pata anterior de la hembra con pinzas formadas por el tarsómero apical y la uña tarsal agrandada (pata anterior del macho normal) (Figura 10.54A); antena con 8 flagelómeros (algunos Dryinidae) **CHRYSIDOIDEA**
- Pata anterior de hembra y macho sin pinzas (Figura 10.54B); tarsómero apical similar a los otros y ambas uñas tarsales del mismo tamaño; antena con 10 o más flagelómeros **57**

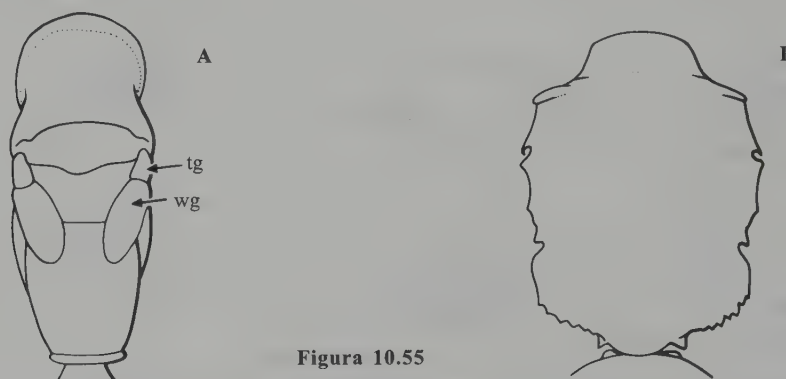


Figura 10.55

- 57(56)** Mesosoma con tégula (tg) y alas reducidas a tamaños diminutos a moderados (wg) (el fragmento del ala puede estar oculto por la tégula) (Figura 10.55A); mesosoma (especialmente mesonoto) normal, generalmente similar a los Hymenoptera alados (Figura 10.55A) **58**
- Mesosoma sin tégula ni alas reducidas (Figura 10.55B); mesosoma (especialmente mesonoto) frecuentemente modificado por fusiones, reducciones, agrandamientos (Figura 10.55B) **59**

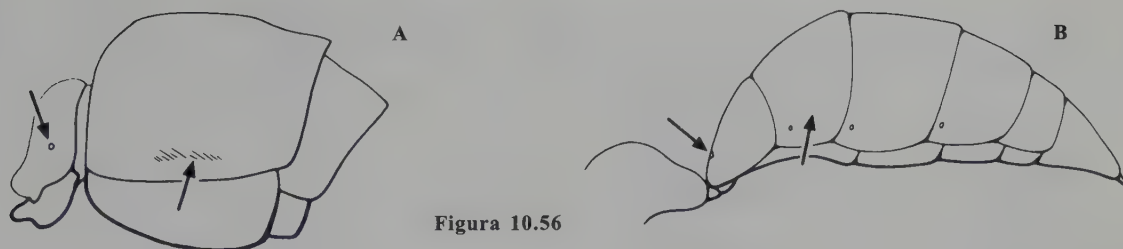


Figura 10.56

- 58(57) Cuerpo algunas veces con puntuación tosca y abundante pilosidad; cuerpo algunas veces coriáceo; tergo metasomal 2 frecuentemente con líneas de felpa (*felt lines*) (Figura 10.56A); tergo metasomal 1 con espiráculo lateral difícil de ver debido a la tosca puntuación (Figura 10.56A) unos pocos **VESPOIDEA**
- Cuerpo en su mayor parte coriáceo y comparativamente liso con pilosidad esparcida; tergo metasomal 2 sin líneas de felpa (*felt lines*) (Figura 10.56B); tergo metasomal 1 con espiráculo lateral anterior visible sin dificultad (Figura 10.56B); unos pocos Bethyidae **CHRYSIDOIDEA**

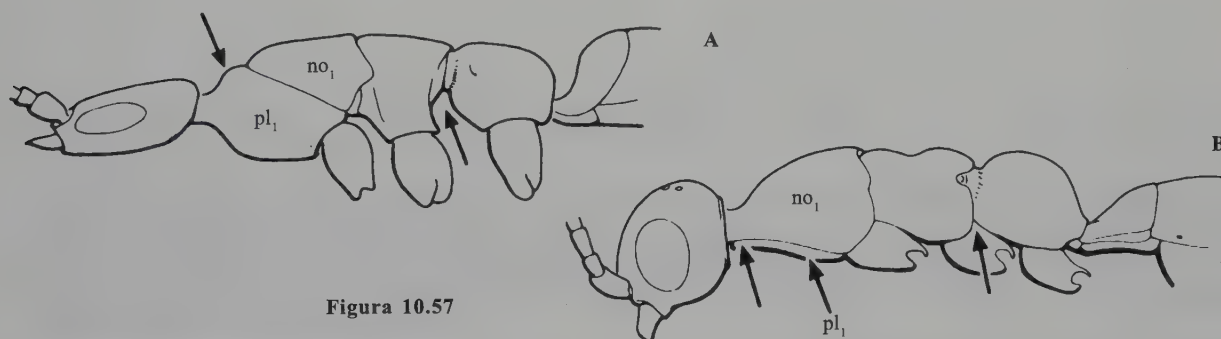


Figura 10.57

- 59(57) Propleura (pl_1) fusionada dorsal y centralmente en un cuello tubular que sobresale en frente del pronoto (no_1) (Figura 10.57A); unión entre mesotórax y fusión metatórax + propodeo muy profundamente constreñida ventral y lateralmente (Figura 10.57A); hembras de Plumariidae **CHRYSIDOIDEA**
- Propleura (pl_1) no fusionada y no sobresale en frente del pronoto (no_1) (Figura 10.57B); unión entre mesotórax y fusión metatórax + propodeo débilmente constreñida o sin constricción ventralmente (algunas veces constreñida lateralmente) o frecuentemente perdida dada la fusión (Figura 10.57B) **60**

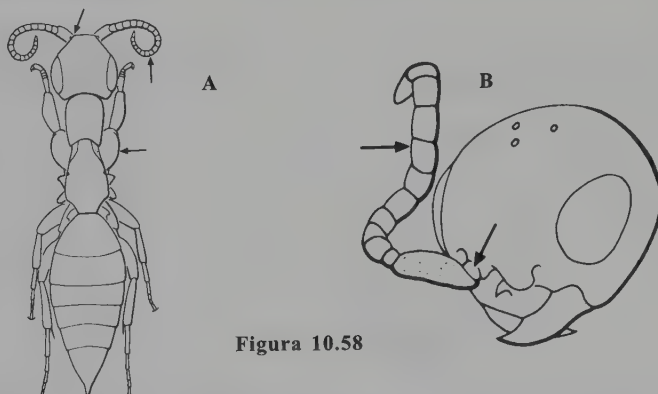


Figura 10.58

- 60(59) Antena con 15 o más flagelómeros (Figura 10.58A); profémur notoriamente ensanchado, al menos dos veces el ancho del metafémur (Figura 10.58A); tórulo oculto en vista dorsal debajo de una expansión transversa que forma el extremo anterior de la cabeza prognata (Figura 10.58A); hembras de Sclerogibbidae **CHRYSIDOIDEA**
- Antena con 10 u 11 flagelómeros (pedicelo raramente oculto dentro del escapo) (Figura 10.58B); profémur raramente ensanchado, usualmente no más ancho que el metafémur (Figura 10.58B); tórulo visible en vista dorsal o parcialmente oculto por dos lóbulos medianos (Figura 10.58B) **61**

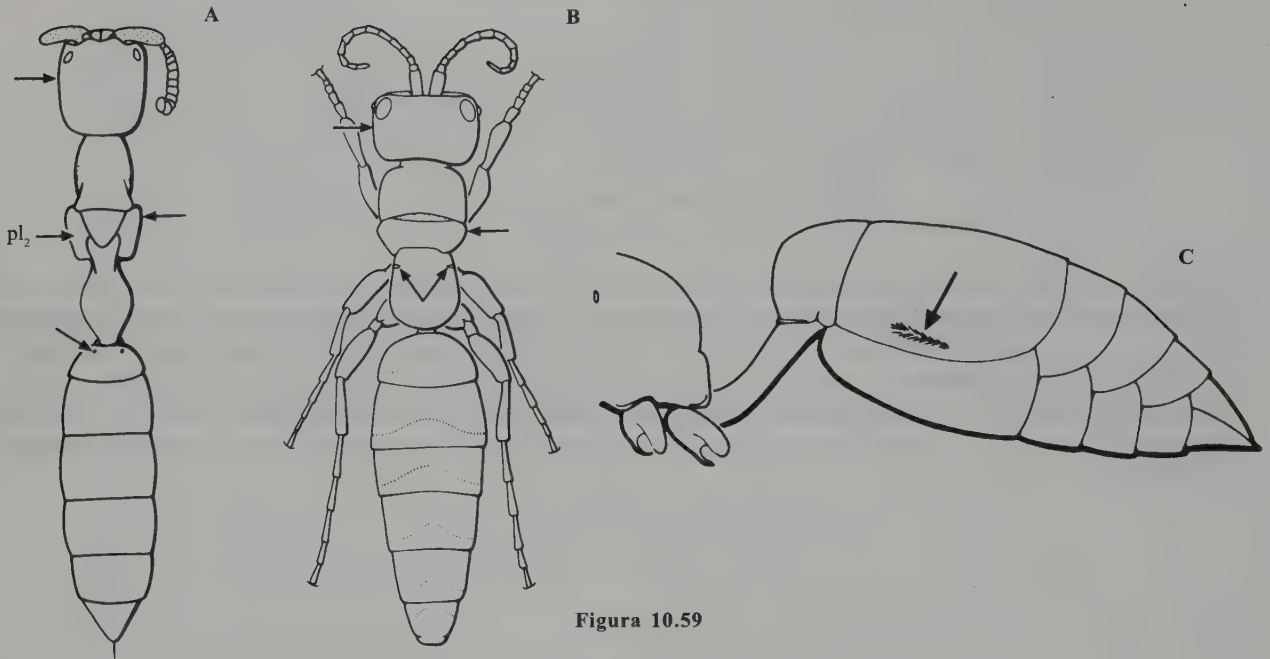


Figura 10.59

- 61(60)** Mesopleura separada del mesonoto por un surco profundo fácilmente visible en vista dorsal, mesosoma más ancho hacia la mesopleura (pl2) (Figura 10.59A); cabeza más larga que ancha y notoriamente prognata; clipeo con una carena longitudinal media (Figura 10.59A); espiráculos propodeales redondos u ovals y más cerca el uno del otro que al ápice del propodeo; tergo metasomal 1 con espiráculo dorsal (Figura 10.59A); tergo metasomal 2 sin surco o línea de felpa (algunos Bethyidae) **CHRYSIDOIDEA**
- Mesopleura no o débilmente separada del mesonoto, mesosoma detrás del pronoto con escleritos usualmente fusionados en una estructura en forma de caja (incluyendo propodeo) que puede ser más ancha en la parte media (Figura 10.59B); cabeza usualmente tan larga como ancha y raramente prognata; clipeo algunas veces con una carena longitudinal media; espiráculos propodeales usualmente en hendidura y más alejados entre sí que al ápice del propodeo; tergo metasomal 1 con espiráculo lateral; tergo metasomal 2 algunas veces con surco longitudinal o línea de felpa (Figura 10.59C) ... **VESPOIDEA**

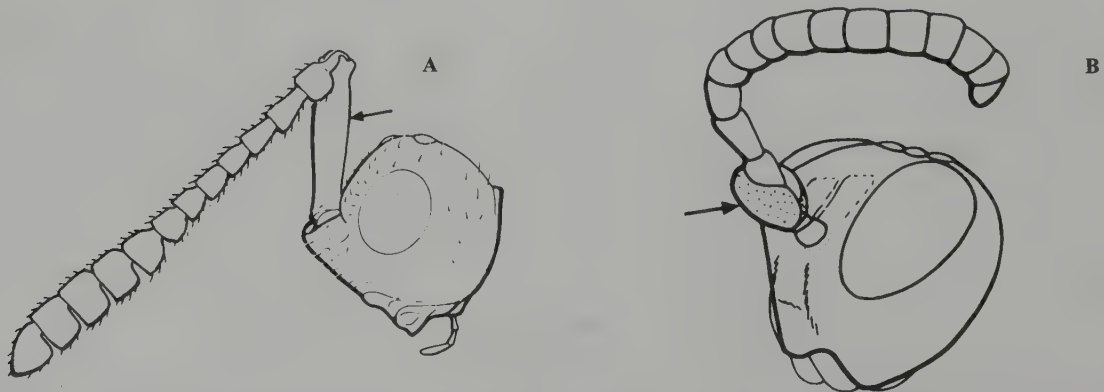


Figura 10.60

- 62(51)** Escapo al menos cuatro veces más largo que ancho (Figura 10.60A) **63**
- Longitud del escapo no más de tres veces el ancho (Figura 10.60B) **64**

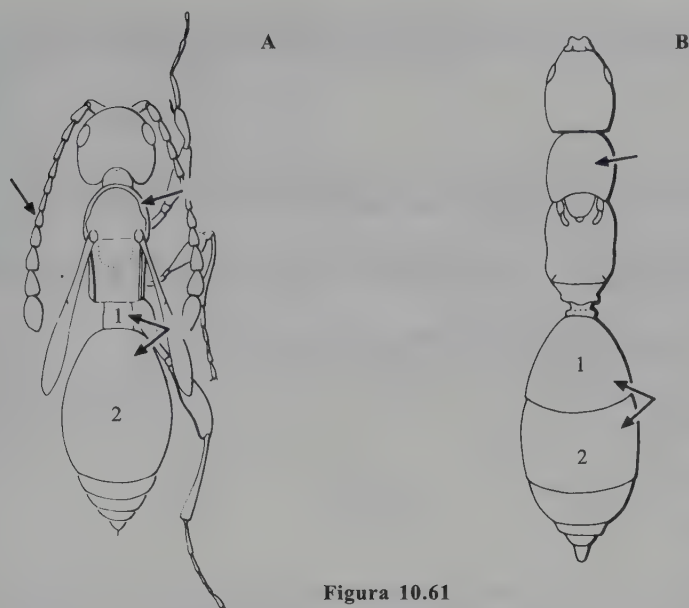


Figura 10.61

- 63(62)** Pronoto más o menos en forma de U en vista dorsal, longitud en la parte media usualmente menos de un cuarto la longitud del mesoscudo (Figura 10.61A); tergo metasomal 2 varias veces tan largo como cualquier otro tergo y mucho más ancho que el segmento 1 que es cilíndrico (Figura 10.61A); antena usualmente con 9 a 13 flagelómeros (Figura 10.61A), algunas veces 7 o menos; Diapriidae **PROCTOTRUPOIDEA**
- Pronoto más o menos rectangular, longitud en la parte media más o menos la longitud del mesoscudo (Figura 10.61B); tergos metasomales 1 y 2 más o menos de la misma longitud y ancho, segmento metasomal 1 cónico (Figura 10.61B); antena con 8 flagelómeros; algunos Embolemidae **CHRYSIDOIDEA**

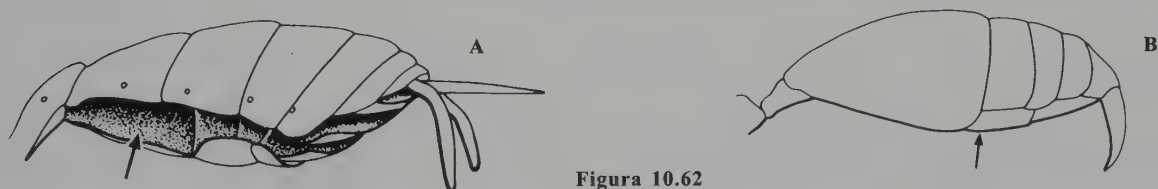


Figura 10.62

- 64(62)** Metasoma con muchos esternos compuestos por varios escleritos y más débilmente esclerotizados que los tergos (Figura 10.62A), los esternos plegados y colapsados en ejemplares conservados en seco; antena usualmente con más de 13 flagelómeros algunos **ICHNEUMONOIDEA**
- Metasoma con esternos de un solo esclerito, más esclerotizados que los tergos y convexos (Figura 10.62B); los esternos no se colapsan en ejemplares en seco; antena con 10 a 13 flagelómeros **65**

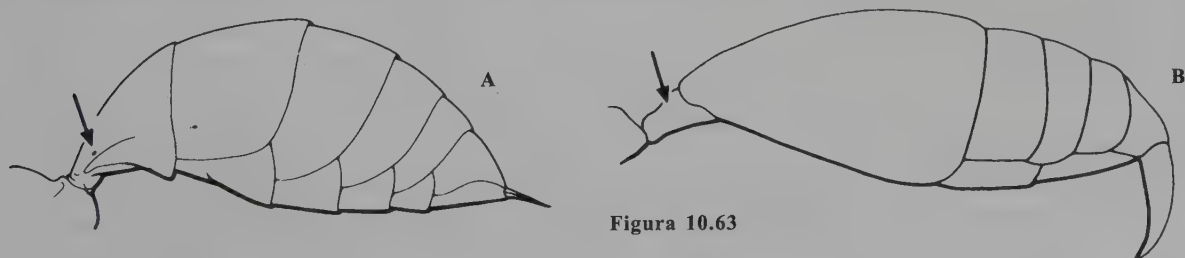


Figura 10.63

- 65(64)** Primer segmento metasomal largo, cónico y con espiráculo (Figura 10.63A); antena con 10 flagelómeros; algunos Pompilidae **VESPOIDEA**
- Primer segmento metasomal corto, cilíndrico y sin espiráculo (Figura 10.63B); antena con 11 o más flagelómeros **66**

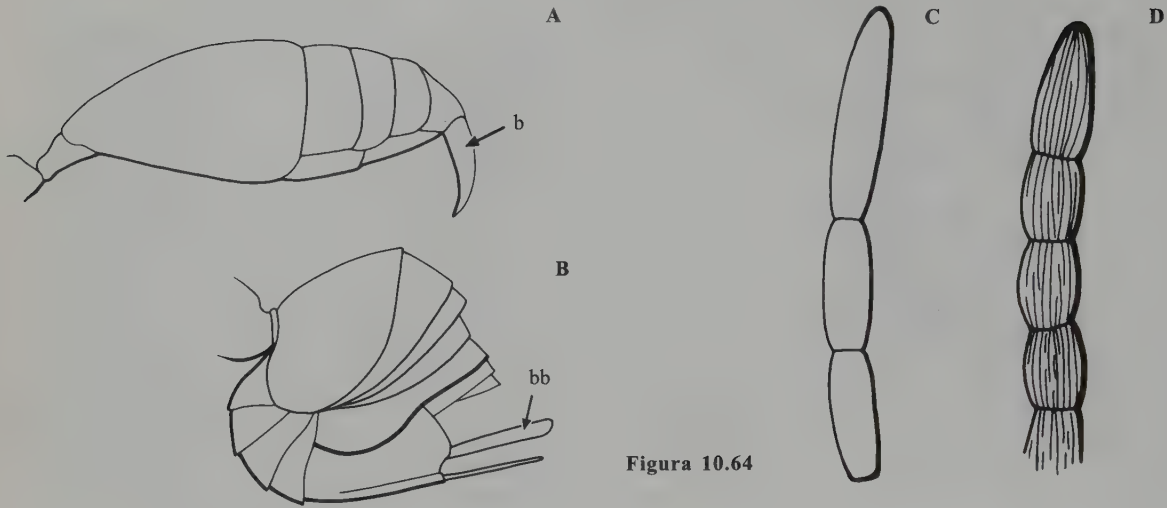


Figura 10.64

- 66(65)** Metasoma ahusado en vista lateral (Figura 10.64A); ovipositor en forma de gancho o garfio, dirigido ventralmente (Figura 10.64A); flagelómeros sin sensilas placoides longitudinales (Figura 10.64C); unas pocas hembras de Proctotrupidae **PROCTOTRUPOIDEA**
- Metasoma en forma de disco, más o menos comprimido (Figura 10.64B); ovipositor recto (Figura 10.64B); flagelómeros con numerosas placodas de sensilas (en 40 o más aumentos, Figura 10.64D) unas pocas hembras de **CYNIPOIDEA**

CAPÍTULO 11

Introducción a los himenópteros basales («Symphyta»)

D. R. Smith

Tradicionalmente los himenópteros que carecen de constricción aparente entre el tórax y abdomen (es decir, todo Hymenoptera excluyendo Apocrita) han sido considerados como un suborden, Symphyta. Numerosos estudios (véanse los capítulos 2 y 3) demuestran que este es un grupo parafilético, por lo cual en este libro se usa el término informalmente para agrupar los taxones basales de himenópteros que

comprenden las superfamilias y familias tratadas hasta el Capítulo 23 (Orussidae).

Los «sínfitos» se caracterizan por su abdomen ampliamente unido al tórax, con poca o ninguna constricción entre el primer y segundo segmentos abdominales y primer segmento abdominal, formando parte del abdomen, no del tórax. Las alas poseen numerosas venas con celdas cerradas y los trocánteres son bisegmentados.

Filogenia

Los «Symphyta» son conocidos con frecuencia como los Hymenoptera inferiores o basales, y han recibido recientemente mucha atención en estudios filogenéticos. Gran parte de los trabajos previos están compilados en Schulmeister (2003c) quien incluyó caracteres morfológicos y moleculares de numerosos representantes, de sus propios estudios y estudios previos, para dilucidar las relaciones filogenéticas.

Dentro de los primeros y más notables estudios se incluyen los de Ross (1937), Rasnitsyn (1988, ver también Ronquist *et al.* 1999 y Sharkey y Roy 2002), y Vilhelmsen (2001), quien usó exclusivamente caracteres morfológicos.

Más recientemente, las avispas sierra han sido incluidas en muchos estudios morfológicos, tales como las estructuras pro y mesotorácicas (Gibson 1985), articulaciones de la coxa medial (Johnson 1988), metapostnoto (Whitfield *et al.* 1989), pleura (Gibson 1993) y mesofurca y mesopostnoto (Heraty *et al.* 1994). Basibuyuk y Quicke (1995, 1997, 1999)

estudiaron el limpiador antenal, hámulos, y sensilas de la placa multiporosa. Vilhelmsen (1996, 1997a, b, 1999, 2000a, b, c), Jervis y Vilhelmsen (2000), y Vilhelmsen *et al.* (2001) usaron numerosos ejemplares y caracteres de «Symphyta» para estudiar la evolución de las partes bucales, cavidad preoral, concavidades de la cápsula cefálica, región occipital, esqueleto-musculatura, y aparato ovipositor, la mayor parte de los cuales fueron incorporados dentro de un análisis filogenético de los Hymenoptera basales (Vilhelmsen 2001).

Schulmeister (2001, 2003b, 2003d) estudió el sistema reproductivo de los machos y las plántulas tarsales y revisó datos morfológicos (2003a). Schulmeister *et al.* (2002) adicionaron una cantidad significativa de datos moleculares. Schulmeister (2003c) combinó datos morfológicos y moleculares para la mayoría de los análisis globales de las relaciones filogenéticas al interior de «Symphyta».

La taxonomía de los «sínfitos» usada aquí está basada en los resultados de Schulmeister (2003c), los cuales son también discutidos dentro de la sección dedicada a cada familia.

Taxonomía

Hay un estimativo de 8.000 especies de «Symphyta» para el mundo, contenidas dentro de 14 familias. La clasificación de Benson (1938) es una de las pocas que considera la fauna mundial. Este autor proporcionó claves para las subfamilias, y delineó muchas tribus. Abe y Smith (1991) listaron los géneros del mundo y sus especies tipo, presentando un arreglo de géneros del mundo en una clasificación superior, y condensando algunas de las principales fuentes de literatura. Goulet (1993) proporcionó claves para superfamilias y familias del mundo y las caracterizó. Ross (1937) fue el primero en realizar un estudio global sobre las avispas sierra en el Neártico, definiendo y proponiendo claves para todos los géneros.

Las claves más recientes para géneros de Norteamérica fueron desarrolladas por Goulet (1992), principalmente para la fauna canadiense, pero también para la mayor parte de la de Estados Unidos; solamente unos pocos géneros no canadienses son omitidos. Smith (1979b) catalogó la fauna neártica. Smith (1993), Schedl (1991), y Viitasaari (2002) proporcionaron una introducción general a los «Symphyta» y Taeger y Blank (1999) incluyen tratamientos globales de algunos de los taxones de Europa Central.

Estudios generales sobre larvas, existen gracias a Yuasa (1923) para Norteamérica, Lorenz y Kraus (1957) para Europa, y Smith y Middlekauff (1987) para Norteamérica.

Distribución

Once familias están presentes en el Neotrópico. Blasticotomidae y Megalodontesidae son paleárticas, los Anaxyelidae se encuentran al oeste de los Estados Unidos y ninguna de las tres familias esta presente en la Región Neotropical. Los Tenthredinidae, Pergidae, y Argidae son las familias más grandes de «Symphyta» en el Neotrópico y son similares en tamaño. Las demás familias son mucho más pequeñas.

Hay aproximadamente 1.000 especies neotropicales descritas, cifra comparable con la fauna neártica, pero con relativamente muchas especies más sin describir. La diversidad de la fauna neotropical —incluso especies no descritas— excede con mucho a la fauna neártica. Los primeros intentos de trabajos neotropicales globales se deben a Malaise, quien proporcionó claves para ciertos géneros tales como *Waldheimia* y *Probleta* (1949) y géneros de Selandriinae (1954, 1963). Su trabajo no cubrió todas las avispas sierra ni intentó recuperar toda la literatura previa. Trabajos recientes para la Región Neotropical cubren familias pequeñas (Smith 1988), Pergidae (Smith 1990), Argidae (Smith 1992), y varias subfamilias de Tenthredinidae (Smith 2003ab).

Hay unos pocos estudios regionales completos para el Neotrópico. Costa Lima (1960) aporta una visión general de los «Symphyta» de Brasil; McCallan (1953) lista algunas especies de Trinidad; Jörgensen (1913) relaciona las especies de Argentina; Smith y Pérez (1995) listan los «Symphyta» chilenos; Smith (1981b) hace un reporte sobre una colección de Brasil; Maes (1990, 1999) trata la fauna de Nicaragua; Smith (1971c, 1972a) aporta algunas notas taxonómicas sobre especies mexicanas, y Smith (1995b) ofrece una visión general de los «Symphyta» de Costa Rica. Pocos estudios larvales están disponibles; sin embargo hay descripciones ofrecidas por Azevedo-Marques (1933), Smith (1972b), Dias (1975, 1976), Kimsey y Smith (1985), Flores *et al.* (2000), Smith y Diaz (2001) y Smith y Janzen (2003ab).

Biología

Las larvas son exclusivamente fitófagas y se alimentan sobre una amplia variedad de plantas, con excepción de algunos miembros de Orussidae, los cuales son parasitoides. En su gran mayoría, se alimentan externamente sobre follaje, ya sea sobre los bordes o en las superficies inferiores. Sin embargo, los hábitos alimenticios son diversos. Hay comedores de inflorescencias, minadores de hojas, formadores de agallas sobre brotes, hojas, pecíolos y tallos, enrolladores de hojas, tejedores de red, minadores de pecíolo, barrenadores de tallo, y barrenadores de madera. Los hábitos se discuten al interior de cada familia. Los tipos de alimentación, en un gran porcentaje, se encuentran en Tenthredinoidea; sin embargo, la mayoría de los Pamphilidae son tejedores de red o enrolladores de hoja, y los Cephidae, Xiphydriidae, Anaxyelidae, y Cephidae son barrenadores internos de tallo o madera.

En el Neotrópico, parecen predominar las especies de comedores externos de hojas, pero algunos son minadores de hojas, tal como *Notofenusa* sobre *Nothofagus*, y algunas especies de *Pristiphora*, se conocen como enrolladoras de hojas (Smith y Janzen 2003b). Los Siricidae y Xiphydriidae neotropicales son barrenadores de madera. En general, los huevos son colocados en el follaje. Los huevos son insertados dentro de la hoja o, en algunos Pergidae, pegados sobre la superficie. Después de la alimentación la larva busca, para empupar, un lugar adecuado como la hojarasca superficial, suelo, madera suave, tallos de otra planta, o follaje. La mayoría de ellos fabrican capullos desde los espineretes labiales, algunos forman celdas en la tierra o celdas en madera o tejido vegetal suave. Hay de una a varias generaciones por año. Gran cantidad de la actividad parece presentarse en la estación lluviosa cuando una nueva provisión de follaje está disponible, y la hibernación es común durante las estaciones secas (Smith y Janzen 2003ab). Algunas buenas referencias generales sobre biología de las

avispa sierra se encuentra en Benson (1950), Schedl (1991), Wagner y Raffa (1993) y Viitasaari (2002).

Los «sínfitos» son cosmopolitas, especialmente las familias Tenthredinidae, Argidae, Xiphydriidae, y Orussidae, las cuales están también ampliamente distribuidas en el Neotrópico. Familias con una distribución mundial más restringida son los Pergidae, los cuales están presentes solamente en Indo-Australia, Norteamérica y Sudamérica, y los

Cimbicidae, que son holárticos excepto por una subfamilia que es conocida del sur de Brasil y norte de Argentina. Pergidae es la familia dominante en Australia. Los Xyelidae, Pamphiliidae, Diprionidae, Siricidae y Cephidae están en el Hemisferio Norte con extensiones hacia el sur, dentro del sur de México o Norte de Centroamérica. Unas pocas especies introducidas de Siricidae se han establecido en Sudamérica.

Clave para las familias neotropicales

- 1 La antena sale del lado ventral de la cabeza, debajo del margen inferior de los ojos y debajo del clipeo aparente (Figura 11.1A) **Orussidae**
 - Antena se inserta en la parte anterior de la cabeza, sobre el clipeo y entre los ojos (Figura 11.1B) 2

- 2(1) Flagelo antenal compuesto por un solo segmento largo (Figura 11.2C); este segmento se bifurca en algunos machos (Figura 11.2B); Norteamérica a Argentina, Chile **Argidae**
 - Flagelo antenal con 3 o más segmentos (Figuras 11.2A) ... 3

- 3(2) Flagelo antenal con el primer segmento largo, robusto, seguido de un filamento delgado compuesto de 5 a 25 segmentos (Figura 11.3A); Norteamérica a México **Xyelidae**
 - Flagelo antenal variado: filiforme, serrado, pectinado, como clava, pero sin filamento (Figuras 11.3B, 11.8A), ... 4

- 4(3) Ala anterior con vena radial transversa 2r (Figura 11.4A) 5
 - Ala anterior sin vena radial transversa (Figura 11.4B) ... 10

- 5(4) Margen posterior del pronoto casi recto, como máximo ligeramente sinuoso (Figura 11.5A) 6
 - Margen posterior del pronoto claramente marginado (Figura 11.5B) 7

- 6(5) Tibia anterior con 2 espolones apicales (Figura 11.6A); cencros presentes; ovipositor de la hembra corto, no se extiende más allá del ápice del abdomen, algo aplanado dorsoventralmente (Figura 11.7B); Norteamérica a México **Pamphiliidae**
 - Tibia anterior con un espolón apical (Figura 11.6B); cencros ausentes; ovipositor de la hembra largo, se extiende más allá del ápice del abdomen (Figura 11.7A); cuerpo cilíndrico; Norteamérica a Guatemala **Cephidae**

- 7(5) Antena capitada, con 5 a 6 segmentos (Figura 11.8A); abdomen usualmente con quilla sobre los lados (Figura 11.9A); usualmente grandes y robustas (tibia anterior con

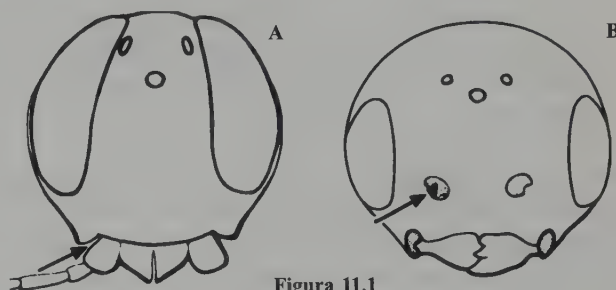


Figura 11.1

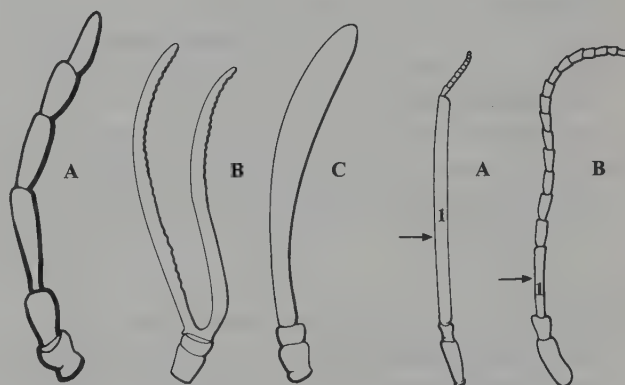


Figura 11.2

Figura 11.3

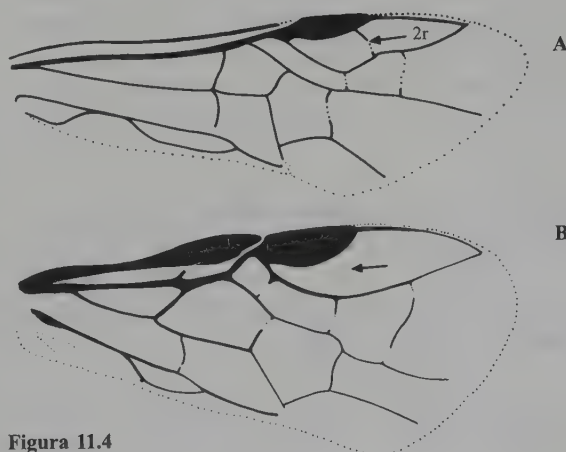


Figura 11.4

2 espolones apicales); Canadá, Estados Unidos; Brasil, Paraguay, Argentina **Cimbicidae**
 - Antena filiforme (Figura 11.3B), ocasionalmente, y en forma leve, serrada o subclavada, con 7 o más segmentos (rara vez 6, como en *Teredon*, Siricidae); abdomen sin quilla sobre los lados; usualmente delgado y más cilíndrico **8**

8(7) Tibia anterior con 2 espolones apicales; antena con 7 a 12 segmentos, por lo general con 9 segmentos filiformes; Norteamérica a Chile, Argentina **Tenthredinidae** (en parte)

- Tibia anterior con 1 o 2 espolones apicales (2 en Xiphydriidae, pero el segundo muy pequeño y difícil de ver); antena con 13 a 25 segmentos, usualmente con 20 a 25 segmentos **9**

9(8) Pronoto reducido a un collar angosto sobre el meson; mesonoto dividido por un surco transverso en la mitad, formando una parte anterior y una posterior (Figura 11.9B); lóbulos mesonotales laterales sin surcos diagonales; escleritos cervicales alargados, como cuello; ovipositor de la hembra ancho, como una espada (Figura 22.1); Norteamérica a Chile, Argentina **Xiphydriidae** (en parte)

- Pronoto largo sobre el meson, no reducido; mesonoto sin surco transverso en el centro; lóbulos laterales del mesonoto dividido por surcos diagonales (Figura 11.9B); escleritos cervicales no alargados, cortos; ovipositor largo, como aguja (Figura 22.1); Norteamérica a norte de Centroamérica; especies introducidas en Brasil, Argentina, Chile **Siricidae**

10(4) Ala posterior sin celda anal (Figura 11.10A); ala anterior con celda anal peciolada o ausente (Figura 11.10C); antena variada, corta, con 5 a 6 segmentos o con más de 25 segmentos, raramente con 9 segmentos, y filiforme, serrada, o pectinada; Norteamérica a Chile, Argentina **Pergidae**

- Ala posterior con celda anal (Figura 11.10B); ala anterior con celda anal siempre presente, peciolada o completa y con o sin una vena anal transversa (Figuras 11.10D a 11.10F); antena con 7 a 12 segmentos o 5 a 25 segmentos **11**

11(10) Antena con 7 a 12 segmentos, más comúnmente con 9; Norteamérica a Chile, Argentina **Tenthredinidae** (en parte)

- Antena con 15 o más segmentos; filiforme, serrada, o pectinada en algunos machos **12**

12(11) Antena filiforme (Figura 11.3B); tibia anterior con 2 espolones apicales, el interno muy corto y difícil de

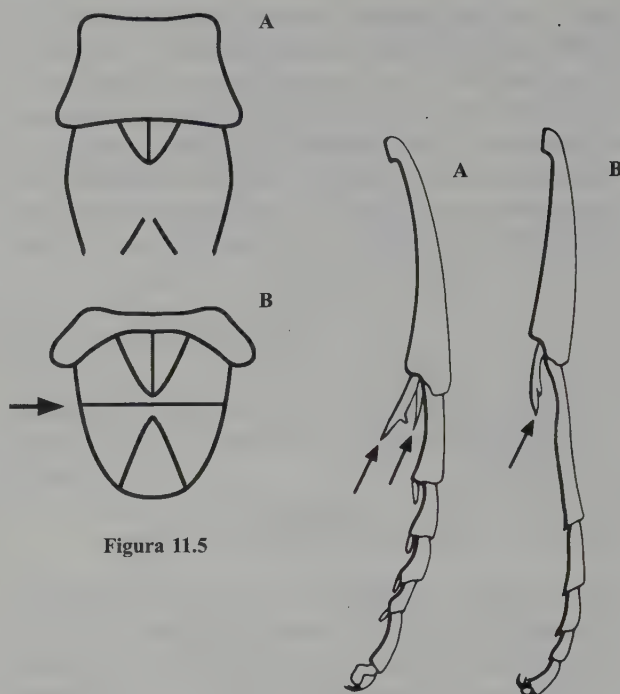


Figura 11.5

Figura 11.6

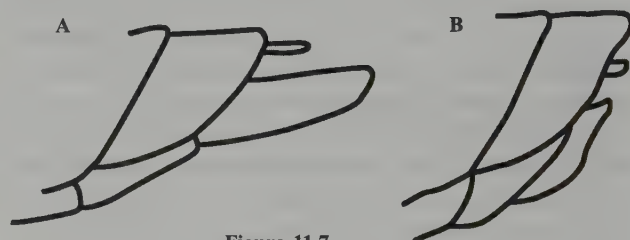


Figura 11.7

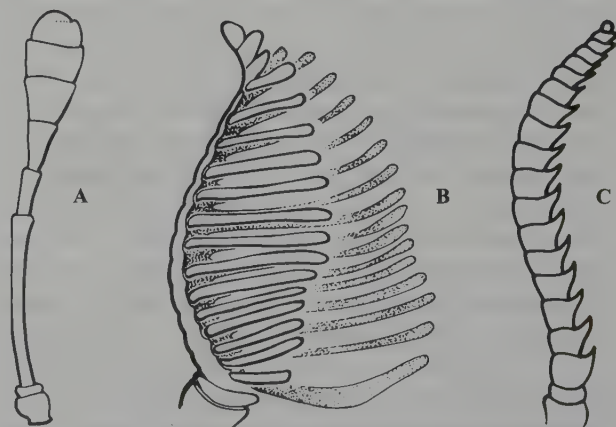


Figura 11.8

ver; escleritos cervicales alargados, como cuello; mesonoto dividido en la mitad por un surco transverso en mitades anterior y posterior; especies cilíndricas y alargadas; Norteamérica a Chile, Argentina
..... **Xiphydriidae** (en parte)

- Antena serrada en hembra (Figura 11.12A), pectinada en el macho (Figura 11.12B); ambos espolones apicales de la tibia anterior largos; escleritos cervicales cortos; mesonoto sin surco transverso; especies robustas; Norteamérica al norte de Centroamérica, Cuba **Diprionidae**

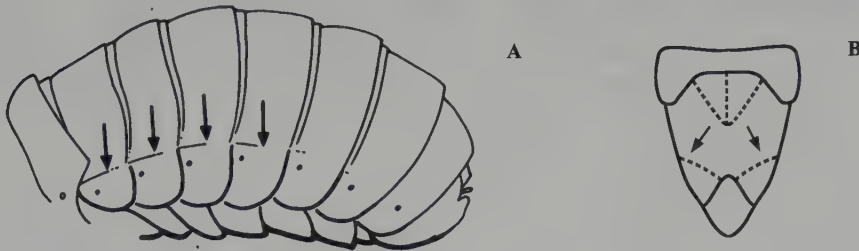


Figura 11.9

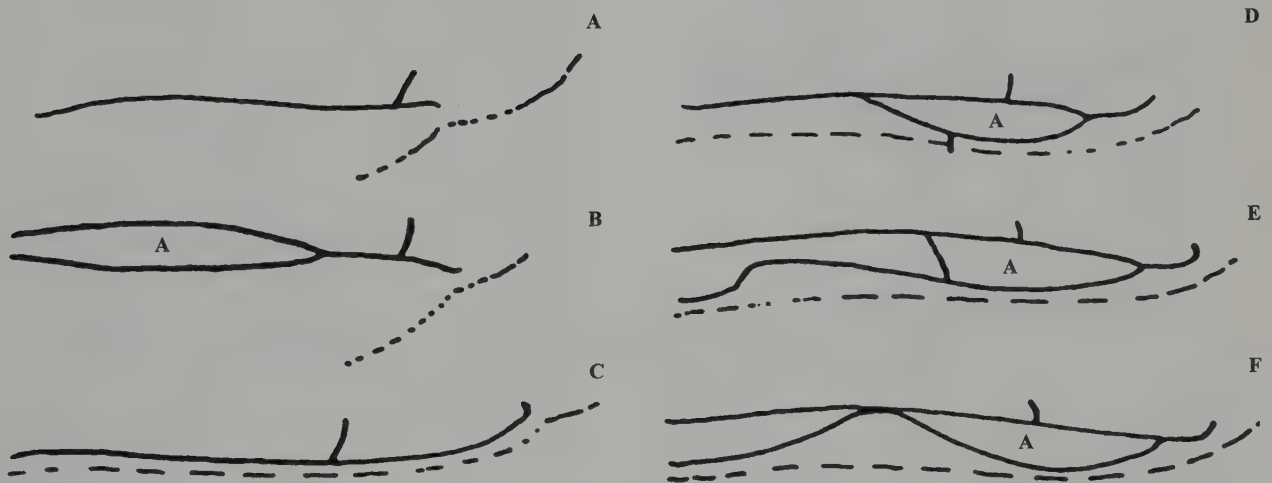


Figura 11.10

CAPÍTULO 12

Superfamilia Xyeloidea y familia Xyelidae

D. R. Smith

Superfamilia Xyeloidea

Desde diversos puntos de vista las avispas xiélicas se consideran los himenópteros más basales. No sólo los himenópteros más antiguos conocidos corresponden a este grupo, sino que diversos estudios en anatomía y cladística coinciden en asignarles la posición más basal de este taxón (Rasnitsin 1988; Vilhelmsen 2001). La venación es de configuración primitiva y algunos de sus representantes exhiben aún las venas 1 rs-m y Rs2 en el ala anterior (ausentes en el resto del Hymenoptera). En el tórax, el anepisterno es confluyente con el pre-episterno (como en algunos neuropteroides); en el resto del orden estas dos estructuras están separadas (Gibson



Figura 12.1

1993). La superfamilia comprende una sola familia, Xyelidae. La mayoría de especies se conocen sólo a partir de fósiles.

Familia Xyelidae

Diagnosis

Avispas algo alargadas, longitud 2.0 a 12.0 mm, en la mayor parte de las especies (*Xyela*) de 2.0 a 5.0 mm; en su mayoría parduzcas con marcas amarillas, unas pocas especies con naranja brillante y patrones blancos. Antena con 9 a 25 segmentos, con primer flagelómero largo y engrosado, seguido de un filamento delgado con 5 a 25 segmentos. Pronoto, cuando más, con ligera sinuosidad posterior, no estrecho sobre la línea media. Mesonoto con prescudo y escudelo distinguibles, mesonoto no dividido transversalmente; apén-dice mesoscutelar estrecho. Tibia media y posterior con espinas preapicales; tibia anterior con dos espinas apicales.

Cubierta del ovipositor de la hembra como una espada larga y delgada. Genitalia del macho tipo estrofándrica (rotada 180°) en *Xyela* y *Pleroneura*, tipo ortándrica (no rotada) en *Macroxyela*, *Megaxyela* y *Xyelecia* (Figura 12.1).

Filogenia.

Los Xyelidae son un grupo monofilético evidenciado por el primer flagelómero acrecentado, presencia de hámulos basales, pelos sobre el valvicep, y otras características. Véase la discusión de Schulmeister (2003c) sobre la posición filogenética de esta familia. Este taxón es el más plesiomórfico en todo Hymenoptera, y posee el registro fósil más antiguo del orden datado para el Triásico, periodo en la cual este grupo puede haber sido dominante.

Taxonomía

Xyelidae es la única familia de Xyeloidea. Se conocen cerca de 75 especies en el mundo, ubicadas dentro de cinco géneros y dos subfamilias, los Xyelinae y Macroxyelinae. Smith (1978) catalogó la fauna mundial. *Xyela* es el género más ampliamente distribuido. Las especies neárticas fueron revisadas por Burdick (1961), pero este autor no incluye registros para México. Smith (1988), sin embargo, registra varias especies no identificadas de *Xyela* de México. Las especies de *Xyela* están asociadas con pinos, y no se coleccionan frecuentemente; en realidad, la fauna es más grande de lo esperado y *Xyela* probablemente esté presente tan al sur como la distribución de los pinos. Los otros géneros —*Pleroneura*, *Xyelecia*, *Macroxyela*, y *Megaxyela*— están presentes en el Neártico y no han sido registrados hacia el sur. Smith *et al.* (1977) revisan *Pleroneura*, y Smith y Schiff (1998) revisan *Macroxyela* y *Megaxyela*. Hay una sola especie al oeste de Norteamérica (Smith 1964) y una sola especie japonesa en *Xyelecia*.

Biología

Las larvas de *Xyela* se alimentan en los conos masculinos en desarrollo de *Pinus* spp. y los adultos se encuentran comúnmente en amentos de *Salix*, *Alnus*, *Betula* o sobre otras flores, productoras de polen y adyacentes a los pinos (Burdick 1951). En el Neártico, estas son las primeras avis-pas sierra que aparecen durante la primavera y se encuentran por lo general volando alrededor de ramas de pino.

Larvas de *Pleroneura* y *Xyelecia* son barrenadoras de brotes en *Abies*. Larvas de *Macroxyela* y *Megaxyela* son comedores externos de hojas de *Ulmus* y *Hicoria* (Smith y Schiff 1998).

Los Xyelidae son holárticos, excepto *Macroxyela*, el cual está presente sólo en el centro y el este de Norteamérica. Apenas varios especímenes no identificados de *Xyela* han sido registrados en México, específicamente de Durango (Smith 1988) aunque se espera que estén presentes en el sur de Centroamérica.

CAPÍTULO 13

Superfamilia Tenthredinoidea

D. R. Smith

Diagnosis

A la anterior sin vena longitudinal Sc. Metatibia con una espina preapical o ninguna. Pronoto en vista dorsal con margen posterior claramente cóncavo; exca-

vación más larga que la longitud media del pronoto. Mesonoto sin surco transverso en el centro; apéndice mesoescutelar presente o ausente. Ovipositor como espada, corto. Protibia con 2 espinas apicales. Genitalia del macho estrofándrica (rotada 180°).

Filogenia

Los Tenthredinoidea son un clado monofilético integrado por las familias Blasticotomidae, Diprionidae, Cimbicidae, Pergidae, Argidae, y Tenthredinidae, la mayor parte de ellos caracterizados por atributos de la diagnosis (Schulmeister 2003c). Los clados más avanzados son Argidae + Pergidae y Tenthredinidae + Diprionidae + Cimbicidae. Una sexta familia, Blasticotomidae, es un clado separado. Los Argidae y Pergidae presentan la vaina de la hembra entera, no dividida en dos escleritos, el primer tergo abdominal fusionado con la metapleura, y sin el apéndice mesoscutelar. Los Tenthredinidae, Diprionidae, y Cimbicidae tienen la hoja dividida en dos escleritos, el primer tergo abdominal no fusionado con la metapleura (excepto Cimbicidae) y con un apéndice mesoescutelar (excepto Cimbicidae).

Taxonomía

De las seis familias incluidas en Tenthredinoidea, todas son neotropicales excepto Blasticotomidae, la cual es paleártica.

Estas son los grupos dominantes de avispa sierra en el Neotrópico. Discusión y referencias se ofrecen en la sección dedicada a cada familia.

Biología

Las larvas son fitófagas sobre una amplia variedad de plantas alimenticias. Los ejemplos se proporcionan en cada familia. La mayor parte de las especies son comedoras externas de hojas, pero algunas son minadoras de hojas.

Distribución

La superfamilia es cosmopolita. Tenthredinidae, Pergidae, y Argidae son los grupos de avispa sierra más grandes y más ampliamente distribuidos en el Neotrópico. En esta región, las especies de Cimbicidae están solamente en el sudeste de Brasil y el norte de Argentina, mientras que los Diprionidae se conocen desde el sur hasta el norte de Centroamérica.

CAPÍTULO 14

Familia Argidae

D. R. Smith

Diagnosis

Avispas gruesas o alargadas que varían en longitud desde 4.0 hasta 14.0 mm; color variado, enteramente negro, negro y rojo, naranja a amarillo con marcas negras, hasta enteramente amarillas; alas hialinas, negras, o parcial o totalmente amarillas; antena con 3 segmentos con el flagelo compuesto por un único segmento (Figuras 14.27, 14.28); machos, algunas veces, con flagelo bifurcado (Figura 14.17B). Ala anterior sin vena 2r, con una celda anal cerrada (Figura 14.2), y en la mayor parte de las especies con una celda anal cerrada en el ala posterior (Figura 14.2). Apéndice mesoscutelar ausente; mesonoto sin surco transversal en el centro. Metapleura fusionada con el primer tergo abdominal.

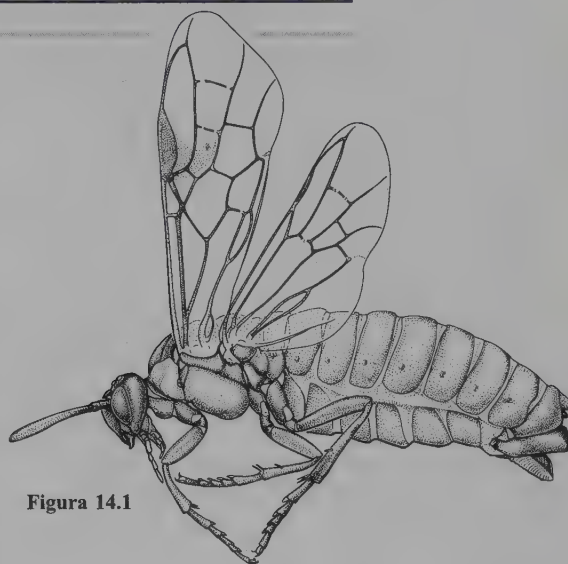


Figura 14.1

Tibia anterior con dos espinas apicales (excepto *Pachylota*); patas medias y posteriores con o sin espinas preapicales (Figura 14.4). Vaina del ovipositor de la hembra no dividida, escleritos basal y apical fusionados. Genitalia del macho estro-fándrica (rotada 180°). Habitus en la Figura 14.1.

Filogenia

Schulmeister (2003c) discute la monofilia de Argidae + Pergidae dentro de Tenthredinoidea y hace el listado de un número grande de sinapomorfias compartidas por cada familia incluyendo la fusión de la metapleura con el primer tergo abdominal y vaina del ovipositor no dividido en la hembra. La monofilia de Argidae se soporta en el flagelo antenal de un segmento.

Taxonomía

La fauna mundial consiste en casi 51 géneros y unas 800 especies ubicadas en seis subfamilias: Arginae, Atomacerae, Dielocerinae, Erigleninae, Sterictiphorinae y

Zenarginae. Todas, excepto Zenarginae (Australiana), se encuentran en el Neotrópico. Smith (1992) revisa Argidae para América al sur de los Estados Unidos, el área donde la familia muestra su más grande riqueza de especies, y proporciona claves para géneros y especies. Se cuenta con registros de 32 géneros y 356 especies para esta región. Smith (en Smith y Janzen 2003a) adiciona dos especies de Costa Rica y Smith (en Smith y Dias 2001) añade una especie para Paraguay.

Las revisiones de los miembros de especies norteamericanas incluyen una clave para géneros y los géneros *Atomacera* y *Sterictiphora* (Smith 1969e), *Zynzus* (= *Ptenus*) (Smith 1970), *Neoptilia*, *Aprosthemus*, *Schizocerella* y *Sphacophilus* (Smith 1971d), y *Arge* (Smith 1989). Smith (1972b) propone una clave para las larvas conocidas y también incluye dos especies de *Sericoceros* de Centroamérica y Puerto Rico.

Biología

Las larvas de Argidae son fitófagas y comedoras externas de hojas, aunque *Schizocerella pilicornis* come externamente o como minador de hojas de *Portulaca*. Aunque aún pobremente conocidos, los comedores de plantas se conocen mejor dentro de los miembros de Argidae que en algunas familias de «Symphyta» en el Neotrópico. La lista de plantas alimenticias, registradas en su mayoría por Smith (1992), Kimsey y Smith (1985) y Smith y Janzen (2003a), incluye: *Themos* sobre *Ceiba*, *Thespesia*, *Luehea*, *Meliosoma* y *Eriotheca*; *Ptilia* sobre *Cnestidium* y *Rourea*; *Trochophora* sobre *Rourea*; *Didymia* sobre *Connarus*; *Atomacera* sobre *Ipomoea* y *Malvaviscus*; *Digelasinus* sobre *Erythroxylon*; *Adurgoa* sobre *Cassia*; *Zynzus* sobre *Desmanthus*, *Mimosa*, *Prosopis* y *Acacia*; *Sphacophilus* sobre *Hymenaea*, *Eriogonum*, *Heteropterys*, y *Stylosanthes*; *Dielocerus* sobre *Inga*, *Sclerolobium*; *Hemidianeura* sobre *Inga*; *Manaos* sobre *Inga*, *Sericoceros* sobre *Lonchocarpus*, *Triplaris* y *Coccoloba*; *Eriglenum* sobre *Machaeium*; *Subsymmia* sobre *Machaeium*; *Schizocerella* sobre *Banistropsis*, *Portulaca* y *Montia*; *Neoptilia* sobre *Althea*, *Malva*, y *Malvastrum*; *Scobina* con *Sidum*; *Pachylota* sobre *Mahea*; y *Durgoa* sobre *Bauhinia*.

Pueden encontrarse referencias, notas y compendios sobre la historia de vida de Argidae en Smith (1992), Kimsey y Smith (1985) y Smith y Janzen (2003a). Los datos más significativos son los de Dias (1975, 1976) quien aporta relatos detallados acerca de *Dielocerus diasi* y *Themos olfersii* en Brasil; Smith y Adis (1984) sobre *Dielocerus fasciatus* en Brasil; Mareggiani *et al.* (1994) acerca de *Adurgoa gonagra* sobre *Senna* en Argentina; Ciesla (2002) acerca de *Sericoceros mexicanus* sobre *Coccoloba* en Honduras; y Smith y Dias (2001) acerca de *Sericoceros villetanae* dañando árboles de villetana en Paraguay.

En general, las larvas de la mayor parte de los Arginae, Atomacrinae, y Sterictiphorinae se alimentan individualmente, no presentan cuidado maternal; los Dielocerinae y Erigleninae son gregarios y muestran algún grado de ordenamiento subsocial por el comportamiento exhibido en los patrones de cuidado maternal, alimentación larval y la construcción de capullos. La oviposición se hace normal-

mente en la hoja de una planta alimenticia, si bien los Erigleninae (*Sericoceros*) y Dielocerinae normalmente colocan grupos de huevos sobre la superficie de las hojas. En *Sericoceros* y Dielocerinae, la hembra cuida los huevos y algunas veces las larvas jóvenes. Este cuidado maternal es discutido por Martorell (1941), Dias (1975, 1976), Smith y Dias (2001), Ciesla (2002), y Smith y Janzen (2003a). Las larvas de *Themos* y *Dielocerus* son gregarias y se alimentan en patrones organizados sobre la hoja (Dias 1975, 1976). La oviposición y la alimentación se dan comúnmente durante la aparición de hojas nuevas con motivo de la llegada de la estación lluviosa.

El último estadio larval, como el de otras avispas sierra, deja el lugar de alimentación para buscar un sitio adecuado para la pupa. Este sitio puede estar ubicado sobre una planta alimenticia, en los desechos sobre el suelo del bosque, o en el suelo. *Ptilia versicolor* teje un capullo frágil y fibroso sobre las ramitas y tallos de las plantas alimenticias (Smith y Janzen 2003a). *Sericoceros mexicanus* y *S. gibbus* construyen gruesos capullos de seda marrón; frecuentemente lo fabrican con fragmentos de hojas secas, y están unidos a las ramas, pecíolos de hojas, o en la superficie inferior de hojas sobre árboles de uva de mar, individualmente o en pequeños grupos (Kimsey y Smith 1985; Ciesla 2002). En *Dielocerus*, *Pachylota* y *Digelasinus* (Dielocerinae), las larvas se congregan y tejen capullos en masas sobre troncos y ramas de árboles. Estas masas de capullos están protegidas por un cubrimiento común hecho, al parecer, cooperativamente por las larvas (Dias 1975, 1976). Las masas de capullos o «nidos» han sido descritos por Curtis (1844).

Hay una o más generaciones por año. La mayor actividad parece presentarse en la estación lluviosa, cuando las hojas recién formadas ofrecen el recurso alimenticio más abundante, como quiera que la hibernación se presenta durante la estación seca.

Los Argidae son cosmopolitas y se los encuentra desde México, Puerto Rico, Islas Vírgenes y República Dominicana hasta el norte de Argentina y el norte de Chile en el Neotrópico. Ningún argido se conoce de las zonas templadas de Argentina y Chile. Smith y Poinar (1992) describen cinco especies de Argidae, todas del género *Didymia*, incluidos en ámbar dominicano; sin embargo, las únicas avispas sierra actualmente conocidas en República Dominicana son *Sericoceros krugii*.

Clave para las subfamilias neotropicales de Argidae

- 1 Celda marginal del ala posterior cerrada, con vena accesoria en el ápice (Figura 14.2); antena insertada encima del nivel medio de los ojos (Figura 14.3); tibias medias y posteriores cada una con una espina preapical (Figura 14.4) (flagelo antenal del macho simple; uñas tarsales simples)

- **Arginae**
- Celda marginal del ala posterior abierta en el ápice (Figuras 14.14, 14.19, 14.21); antenas insertadas en o debajo del nivel medio de los ojos (Figuras 14.15, 14.62); tibias sin espinas preapicales 2

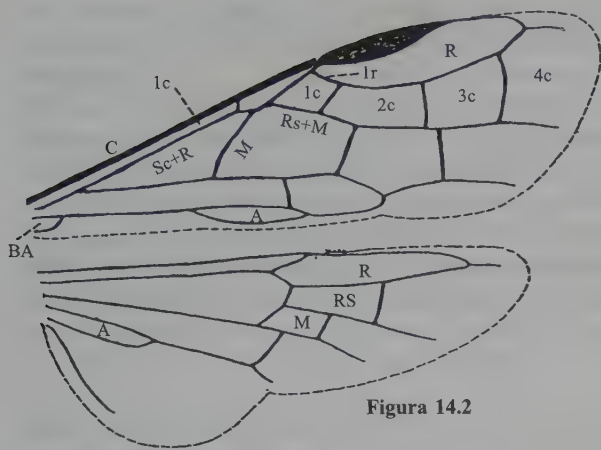


Figura 14.2

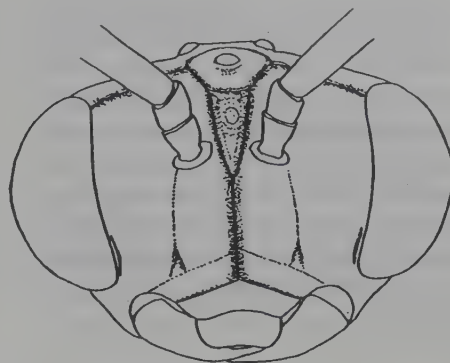


Figura 14.3

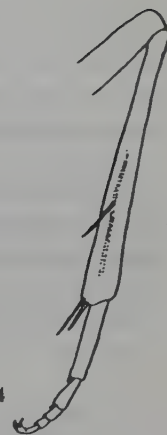


Figura 14.4



Figura 14.5



Figura 14.7



Figura 14.9



Figura 14.11



Figura 14.12

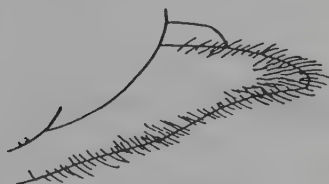


Figura 14.6



Figura 14.8



Figura 14.10

Figura 14.13

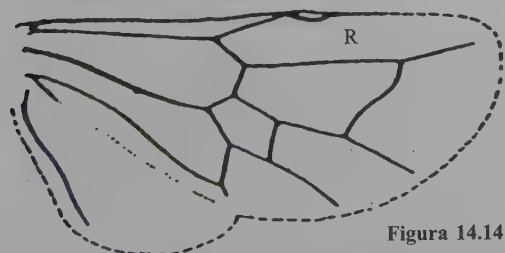
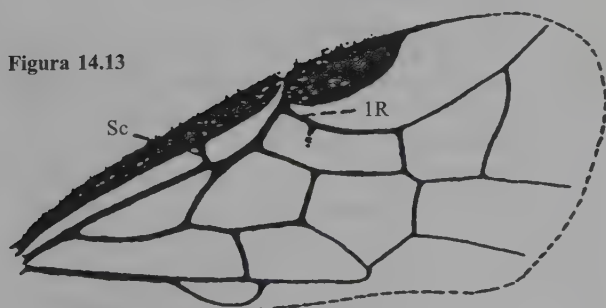


Figura 14.14

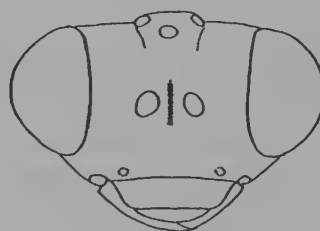


Figura 14.15



Figura 14.16



Figura 14.17A



Figura 14.17B

2(1) Flagelo antenal del macho simple (Figuras 14.11 y 14.12); longitud de la espina apical tibial anterior externa casi dos veces la longitud de la espina interior; uñas tarsales con lóbulo grande agudo basal (Figura 14.16); especies pequeñas, en su mayoría de longitud igual a 6 mm o menor, ala posterior sin celda anal (Figura 14.14); mandíbulas con 3 dientes (Figura 14.17A) **Atomacerinae**
 - Flagelo antenal del macho bifurcado (Figura 14.17A); espinas tibiales anteriores apicales subiguales en longitud; uñas tarsales usualmente sin lóbulo basal, por lo general simple, pero ocasionalmente con diente interno; diversas tallas **3**

3(2) Costa más estrecha que el área intercostal y vena transversa intercostal presente (similar a Figura 14.2) (excepto *Themos*, pero mandíbulas en extremo agrandadas basalmente, Figura 14.31), uñas tarsales bifidas o simples con lóbulo basal (Figuras 14.29, 14.30), menos de 6 y 4 segmentos palpaes maxilares y labiales respectivamente (Figura 14.32), y labio sin lóbulos; palpos reducidos, igual a o más cortos que la longitud del ojo, palpos maxilares con 3 a 6 segmentos y palpos labiales con 3 a 4 segmentos (Figura 14.32); mandíbulas simples o una de las dos con un pequeño lóbulo basal; uñas tarsales con diente interno o simples; clipeo algunas veces con marginación central

semicircular (Figura 14.24); cabeza por lo general extremadamente agrandada y engrosada, detrás de los ojos (Figuras 14.24, 14.26) **Dielocerinae**

- Costa estrecha o ensanchada, vena transversa intercostal ausente (Figuras 14.54, 14.56) (vena intercostal desvanecida o tenue en *Eriglenum* y *Neurogymnia*); palpos maxilares con 6 segmentos, palpos labiales con 4 segmentos, comúnmente más largos que la longitud del ojo; mandíbulas variadas; uñas tarsales usualmente simples (con lóbulo basal en *Acrogymnidea*, bifidas en *Neoptilia*); clipeo trunco o subtrunco; cabeza, por lo común, agudamente estrecha detrás de los ojos (Figuras 14.41, 14.71, 14.90) **4**

4(3) Cada mandíbula con dos o tres dientes grandes (Figuras 14.44, 14.46); cabeza transversa en vista dorsal, más ancha que larga (Figura 14.41) **Erigeninae**

- Mandíbula izquierda simple o con dos o tres dientes pequeños o con crenulaciones en el borde interno basal, mandíbula con un solo diente cerca de la base (Figura 14.70); cabeza en vista dorsal diversa, comúnmente redondeada y no notablemente más ancha que larga **Sterictiphorinae**

Nota: La subfamilia Atomacerinae presenta sólo el género *Atomacera*, que se encuentra desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina.

Figura 14.18

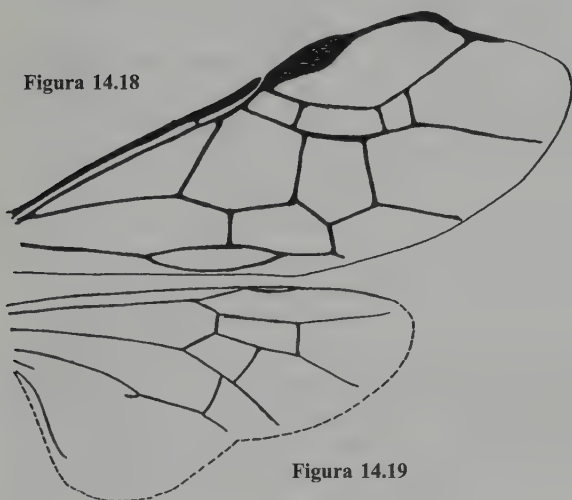


Figura 14.19

Figura 14.20

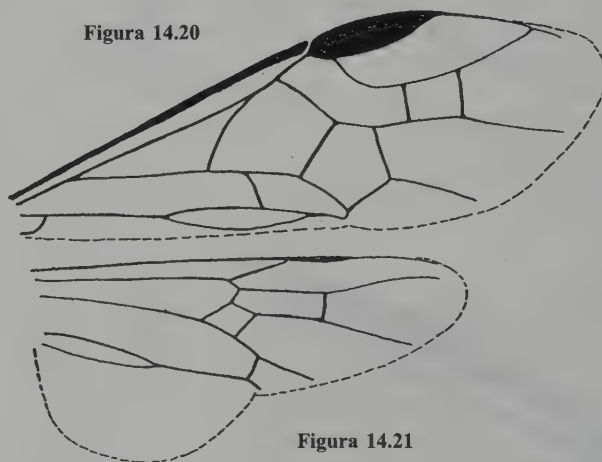


Figura 14.21

Figura 14.22



Figura 14.23



Figura 14.24

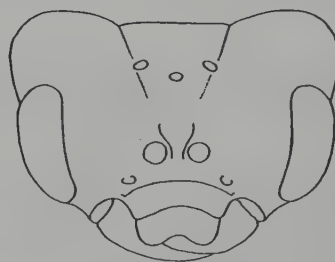
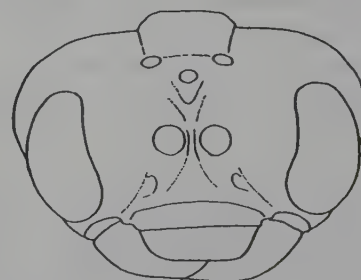


Figura 14.25



Claves para los géneros neotropicales de Arginae

1 Cabeza con carenas interantenas agudas y altas, carena en forma de Y encima y bisectando el área supraclipeal debajo, carena entre los ocelos laterales y el ojo, carena corta sobre las orbitas internas inferiores, y carena transversa encima del clipeo (Figura 14.3); carena genal presente; pronoto sin surco diagonal; vaina de la hembra en forma de pinza (Figuras 14.5-14.8); México hasta el norte de Argentina *Scobina*

- Cabeza sin carenas, algunas veces con carena baja o redondeada sólo sobre el área interantenal y el área supraclipeal apareciendo carenada en el centro; carena genal ausente; pronoto con surco diagonal desde cerca del área de la tégula hasta la margen anterolateral; vaina de la hembra ancha (Figuras 14.9, 14.10); sur de Canadá hasta Colombia *Arge*



Figura 14.26



Figura 14.29



Figura 14.30



Figura 14.27

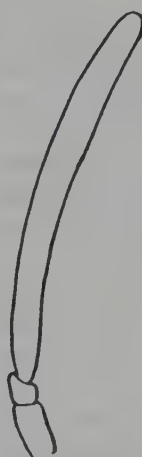


Figura 14.28

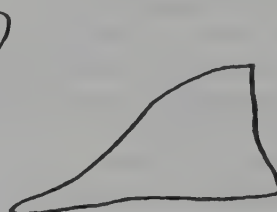


Figura 14.31

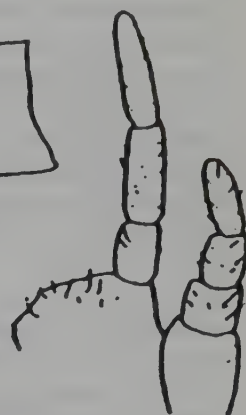


Figura 14.32

Claves para los géneros neotropicales de Dielocerinae

1 Tibias sin espinas apicales (Figura 14.22); segmentos tarsales engrosados, segmentos 2 a 5 cada uno mucho más ancho que largo (Figuras 14.22, 14.23); cabeza vista desde arriba extremadamente larga y ensanchada detrás de los ojos (Figura 14.24); clipeo con marginación central semicircular (Figura 14.24); ala anterior con vena transversa intercostal, como en la Figura 14.18; Guyana; Norte de Brasil *Pachylota*
- Tibias con espinas apicales 2

2(1) Uñas tarsales modificadas, cada una con un diente interno largo (Figura 14.29) o uña anterior con diente interno largo y uñas media y posterior simples con un lóbulo basal (Figura 14.30); Costa Rica, Panamá, Colombia, hasta Bolivia y Brasil *Themos*
- Uñas tarsales simples 3

3(2) Celda anal del ala posterior ausente (Figura 14.19);

Ecuador, Perú, Brasil *Dielocerus*
- Celda anal del ala posterior presente (Figura 14.21) 4

4(3) Vena transversa basal Cu1 entre las venas M-Cu y 1A presente en alas anterior y posterior (como en las Figuras 14.36, 14.37); Brasil: Santa Catarina *Mallerina*
- Vena transversa basal Cu1 ausente; como en la Figura 14.13 5

5(4) Clipeo con marginación central semicircular (Figura 14.24); ala anterior con 4 celdas submarginales (como en la Figura 14.18); antena de la hembra con pequeño lóbulo en la base del flagelo (Figura 14.27); Venezuela, Brasil, Paraguay *Digelasinus*
- Clipeo truncado (Figura 14.25); ala anterior con 3 celdas submarginales (Figura 14.20); flagelo antenal de la hembra sin lóbulo (Figura 14.28); Guyanas hasta el sur de Brasil; Perú? *Topotrita*

Claves para los géneros neotropicales de Erigleninae

- 1 Celda marginal del ala anterior con vena transversa cerca del ápice, con celda cerrada apical a la vena transversa (Figura 14.33) (vena transversa basal Cu₁ entre M+Cu₁ y 1A presente en el ala posterior solamente, como en la Figura 14.37; mandíbula con 2 o 3 dientes agudos; vaina ancha (Figuras 14.34 y 14.35); Brasil, México? ... *Neurogymnia*
- Celda marginal del ala anterior abierta o cerrada en su ápice, pero sin una vena trasversa (Figuras 14.36, 14.42) 2
- 2(1) Celda marginal del ala anterior cerrada en su ápice y celda anal del ala posterior presente (Figuras 14.36, 14.37); vena transversa basal Cu entre venas M+Cu₁ y 1A presente en alas anterior y posterior (Figuras 14.36, 14.37); vaina en forma de pinza (Figuras 14.38 y 14.39); Sur de México hasta Paraguay, norte de Argentina *Eriglenum*
- Celda marginal del ala anterior abierta en el ápice (Figura 14.42); celda anal del ala posterior presente o ausente (Figura 14.43); vena transversa basal Cu₁ ausente 3
- 3(2) Celda anal del ala posterior presente o ausente; cada mandíbula con 3 dientes agudos (Figura 14.44); longitud antenal 1.5X o menos del ancho de la cabeza; segmentos de los palpos uniformemente estrechos (Figura 14.45) (espacio malar amplio, Figura 14.40); México e Indias Occidentales hasta Argentina *Sericoceros*
- Celda anal del ala posterior presente (como en la Figura 14.37); mandíbula izquierda con 3 dientes agudos, mandíbula derecha con 2 dientes agudos (Figura 14.46); longitud antenal 2X el ancho de la cabeza; 3er segmento del palpo labial ligeramente agrandado (Figura 14.47); sur de Brasil, noreste de Argentina *Subsymmia*

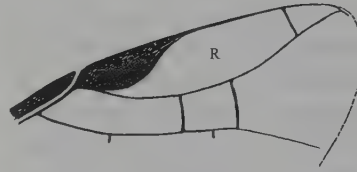


Figura 14.33

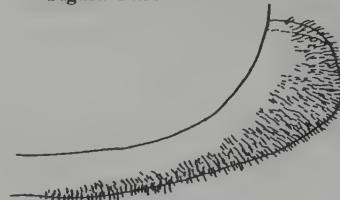


Figura 14.34



Figura 14.35

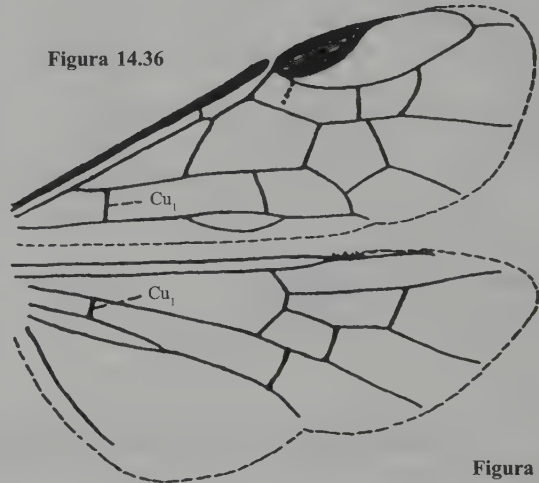


Figura 14.36

Figura 14.37

Claves para los géneros neotropicales de Sterictiphorinae

- 1 Uñas tarsales bífidas o con diente externo largo y lóbulo basal agudo grande (Figuras 14.48, 14.49) 2
- Uñas tarsales simples 3
- 2(1) Uñas tarsales con diente interno largo (Figura 14.49); carena interantenal reducida o ausente (Figura 14.51); celda marginal cerrada en el ala anterior (Figura 14.50); ojos pequeños, distancia interocular inferior más larga que la longitud del ojo (Figura 14.51) *Neoptilia*
- Uñas tarsales con diente externo largo y lóbulo basal agudo grande (Figura 14.48); con carena interantenal en forma de Y alta y afilada, bisectando el área supraclipeal (como en la Figura 14.89); celda marginal del ala anterior abierta en su ápice (como en la Figura 14.85); ojos grandes, dis-



Figura 14.38



Figura 14.39

tancia interocular inferior mucho más corta la longitud del ojo (como en la Figura 14.89) *Acrogymnidea*

3(1) Área jugal del ala posterior enormemente agrandada (Figura 14.53) *Trochophora*

- Área jugal del ala posterior normal (Figuras 14.55, 14.57, 14.67) 4

4(3) Ala anterior con celda marginal cerrada y celda anal presente en el ala posterior (Figuras 14.54 a 14.57) 5

- Ala anterior con celda marginal cerrada y celda anal ausente en el ala posterior (Figuras 14.79 a 14.82) o ala anterior con celda marginal abierta y celda anal presente o ausente en el ala posterior (Figuras 14.85 a 14.88)10

5(4) Última celda submarginal del ala anterior cuadrada, casi tan larga en el radio como en el cúbito (Figura 14.56); segmentos palpales de ancho uniforme o 3er segmento del palpo labial y/o 4to segmento del palpo maxilar ligeramente expandido (Figuras 14.58, 14.59) 6

- Última celda submarginal del ala anterior alargada, más larga en el radio que en el cúbito (Figura 14.54) (excepto algunos *Ptilia*); 3er o 2do y 3er segmentos del palpo labial y 4to segmento del palpo maxilar expandido, mucho más ensanchado que otros segmentos (Figuras 14.60, 14.61) 8

6(5) Distancia interocular inferior más grande que la longitud del ojo (Figura 14.62); ojos pequeños, convergiendo abajo ligeramente, área interantenal redondeada; palpo maxilar más corto que la longitud del ojo; todos los segmentos palpales de ancho uniforme (Figura 14.59) *Adurgoa*

- Distancia interocular inferior más corta que la longitud del ojo, ojos grandes y convergiendo abajo (Figura 14.63); carena interantenal presente, afilada; palpos maxilares más largos que la longitud del ojo, palpos sin segmentos expandidos o 3er segmento del palpo labial y 4to segmento del palpo maxilar expandido (Figuras 14.58, 14.59) 7

7(6) Primer segmento antenal grande, bulboso, mucho más ancho que otros segmentos (Figura 14.64); margen apical anterior de la celda marginal del ala anterior cercana a la margen anterior del ala, con ninguna o una vena accesoria muy corta (Figura 14.66); carena interantenal alta y afilada; palpos sin segmentos expandidos o algunas veces con 3er segmento del palpo labial ligeramente expandido (Figura 14.59) *Manaos*

- Primer segmento antenal, no más ancho que el resto de la antena (Figura 14.65); margen apical anterior de la celda marginal del ala anterior removida de la margen anterior del ala, con vena accesoria larga (Figuras 14.54, 14.56); carena interantenal diversa, palpos usualmente con 3er segmento del palpo labial y 4to segmento del palpo maxilar expandido (Figura 14.58).... *Hemidianeura* (en parte)

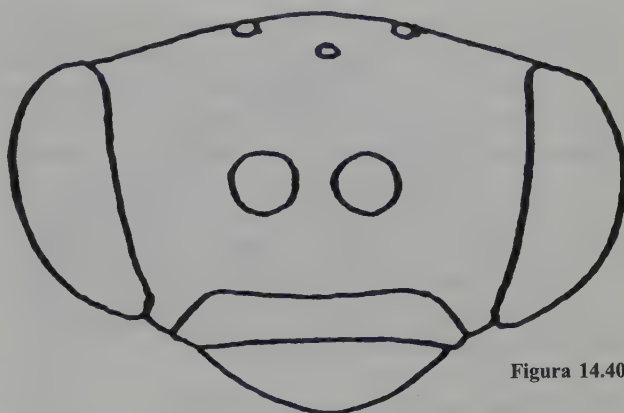


Figura 14.40

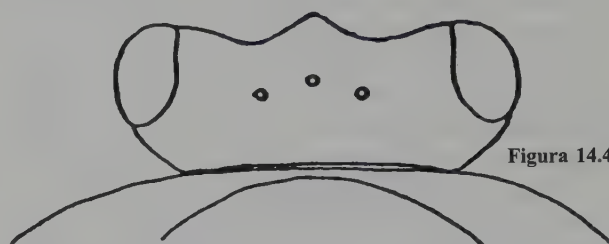


Figura 14.41

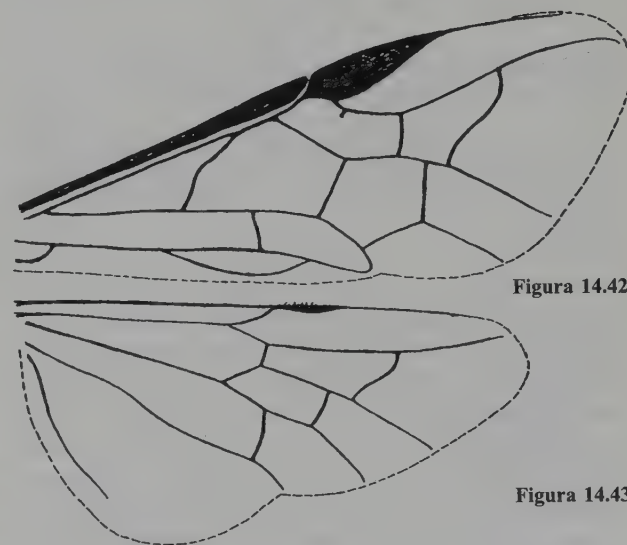


Figura 14.42

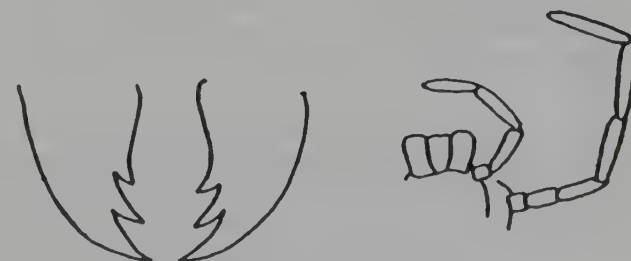


Figura 14.43



Figura 14.44

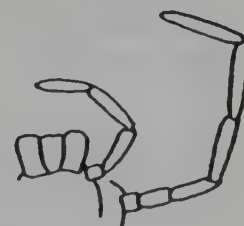


Figura 14.45

8(5) Distancia interocular inferior más grande que la longitud del ojo, ojos pequeños y no tan convergentes abajo (Figura 14.68); desde arriba, cabeza ensanchada detrás de los ojos; usualmente más largos que 10 mm; lancetas de la hembra largas y multisegmentadas (Figura 14.69) **Durgoa**

- Distancia interocular inferior más corta o subigual a la longitud del ojo, ojos grandes y convergiendo abajo (Figuras 14.70, 14.76); cabeza desde arriba con estrechez aguda detrás de los ojos (Figura 14.71); talla diversa, por lo general inferior a 10 mm; lancetas de la hembra cortas, algunas casi triangulares (Figuras 14.74, 14.75) **9**

9(8) Área interantenal sin carena, usualmente lisa o algo deprimida; flagelo de la antena de la hembra comprimido y ahusado hacia un ápice agudo (Figura 14.77); vaina aguda en el ápice en vista lateral (Figura 14.72); lancetas cortas y triangulares (Figura 14.74); 2do y 3er segmentos del palpo labial expandidos (Figura 14.60) **Ptilia**

- Área interantenal con carena pequeña o grande; flagelo de la hembra diverso, pero usualmente redondeado u oval y con ápice redondeado (Figura 14.78); vaina en vista lateral redondeada en el ápice (Figura 14.73), usualmente con escopa distinguible (Figura 14.73); lancetas más alargadas (Figura 14.75); usualmente solo el 3er segmento del palpo labial expandido (Figura 14.59) **Didymia**

10(4) Ala anterior con celda marginal cerrada en el ápice y celda anal del ala posterior ausente (Figuras 14.79 a 14.82) **11**

- Ala anterior con celda marginal abierta en el ápice y celda anal del ala posterior presente o ausente (Figuras 14.85 a 14.88) **13**

11(10) Última celda submarginal del ala anterior mucho más larga en el radio que en el cúbito (Figura 14.79) y ojos grandes y convergiendo abajo, con distancia interocular más corta que la longitud del ojo (Figura 14.76) (palpo maxilar más largo que la longitud del ojo, con 3er segmento del palpo labial y 4to segmento del palpo maxilar expandido, Figura 14.60) **Triptenus**

- Última celda submarginal cerrada del ala anterior tan larga como o más corta en el radio que en el cúbito (Figura 14.81) u ojos no claramente convergiendo abajo, con distancia interocular inferior más larga que la longitud del ojo (Figura 14.83) **12**

12(11) Ojos grandes, distancia interocular inferior más corta que o subigual a la longitud del ojo (Figura 14.76); flagelo antenal de la hembra ahusado y usualmente curvo (como en la figura 14.77); palpo maxilar más largo que la longitud del ojo y 2do segmento del palpo labial y algunas veces el 4to segmento del palpo maxilar agrandado (Figura 14.60) **Hemidianeira (en parte)**



Figura 14.46



Figura 14.48



Figura 14.49



Figura 14.47

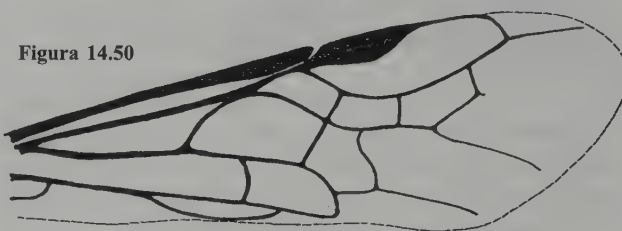


Figura 14.50

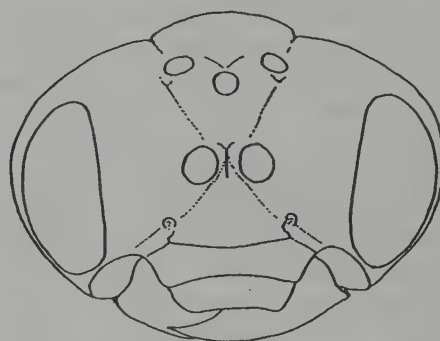


Figura 14.51



Figura 14.52

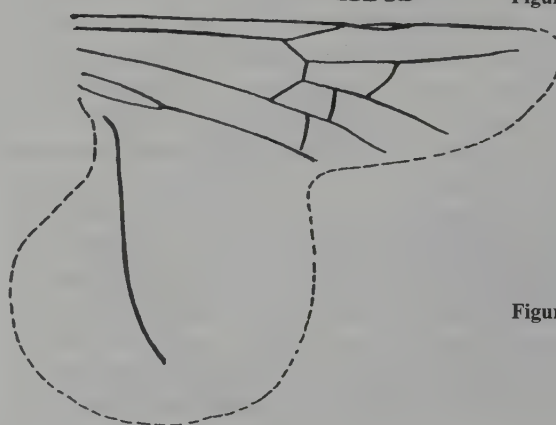


Figura 14.53

- Ojos pequeños, distancia interocular inferior usualmente más grande que la longitud del ojo (Figura 14.83); flagelo antenal de la hembra más en forma de clava y redondeado en el ápice (Figura 14.84); palpo maxilar subigual a o más corto que la longitud del ojo, palpos con todos los segmentos uniformemente estrechos o algunas veces el 3er segmento del palpo labial ligeramente agrandado (Figura 14.59) *Zynzus*

13(10) Ala anterior con celda marginal abierta en el ápice y celda anal del ala posterior presente (Figuras 14.85, 14.86) **14**

- Ala anterior con celda marginal abierta en el ápice y celda anal de ala posterior ausente (Figuras 14.87, 14.88) ... **17**

14(13) Carena interantenal alta, aguda, en forma de Y, bisectando el área supraclipeal abajo (Figura 14.89) (ojos grandes, distancia interocular inferior menor que la longitud del ojo, figura 14.89); palpos maxilares más largos que la longitud del ojo, sin segmentos engrosados, 3er segmento del palpo labial algunas veces agrandado (Figura 14.59); última celda cerrada cubital del ala anterior corta, tan larga en el radio como en el cúbito (Figura 14.85)

- *Acrogymnia*
- Carena interantenal recta o área interantenal redondeada (Figuras 14.91, 14.92) **15**

15 Ojos grandes y convergiendo abajo, distancia interocular inferior menor que la longitud del ojo (Figura 14.93); última celda submarginal cerrada del ala anterior más larga en el radio que en el cúbito (como en la Figura 14.87) (flagelo antenal de la hembra aplanado, ahusado hasta un ápice agudo; palpo maxilar más largo que la longitud del ojo, sin segmentos engrosados, palpo labial con 3er segmento agrandado) *Trailia*

- Distancia interocular inferior más grande que o subigual a la longitud del ojo (Figuras 14.91, 14.92); última celda cerrada submarginal del ala anterior diversa **16**

16(15) Tibia posterior producida en un collar en el ápice, espinas tibiales nacen en la base del collar y no se extienden más allá de su ápice (Figura 14.94) *Brachyphatnus*

- Tibia posterior sin collar en el ápice, espinas tibiales nacen en el ápice de la tibia *Sphacophilus*

17(13) Flagelo antenal aplanado, ahusado hasta un ápice agudo (Figura 14.95); carena interantenal afilada, algunas veces en forma de Y arriba y bisecando abajo parte del área supraclipeal (Figura 14.97) (ojos grandes y convergiendo abajo, distancia interocular inferior usualmente menor que la longitud del ojo, Figura 14.96); palpos maxilares más largos que la longitud del ojo, segmentos no agrandados, 3er segmento del palpo labial usualmente

Figura 14.54

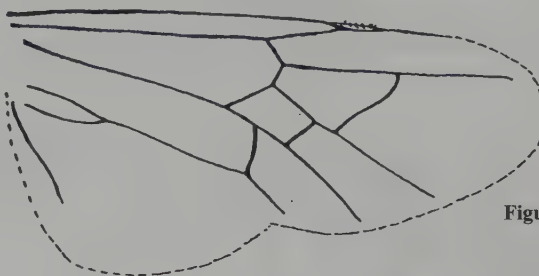
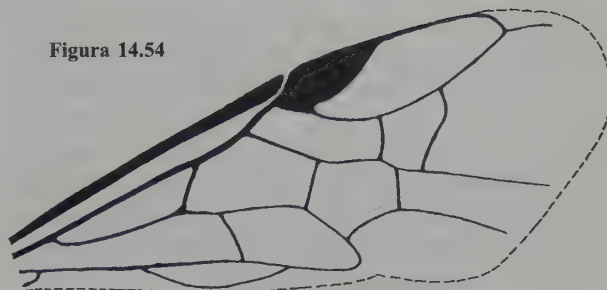


Figura 14.55

Figura 14.56

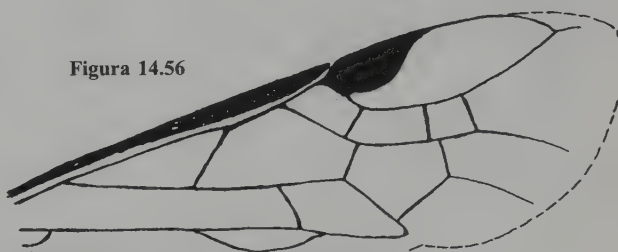


Figura 14.57



Figura 14.58



Figura 14.59

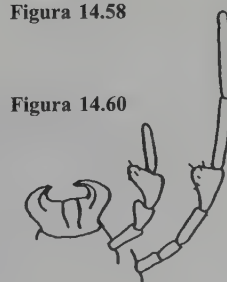


Figura 14.60

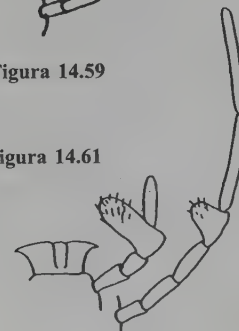


Figura 14.61

- agrandado; última celda cerrada submarginal del ala anterior más larga en el radio que en el cúbito (Figura 14.87), vaina de la hembra usualmente delgada sin escopa) *Tanymeles*
- Antena en forma de clava (Figura 14.98), comprimida, oval o redondeada en sección transversal, ápice redondeado; carena interantenal corta o no desarrollada (Figura 14.99) (segmentos palpaes usualmente de ancho uniforme, no o sólo ligeramente agrandados) **18**
- 18(17)** Última celda cerrada submarginal corta, tan larga o

- ligeramente más larga en el radio que en el cúbito (como en la Figura 14.85); distancia interocular inferior más grande que o subigual a la longitud del ojo (Figura 14.99); vaina de la hembra con escopa (Figuras 14.100, 14.101) *Schizocerella*
- Última celda cerrada submarginal del ala anterior más larga en el radio que en el cúbito (Figura 14.87); distancia interocular inferior subigual a la longitud del ojo, ojos grandes y convergiendo abajo; vaina de la hembra redondeada en el ápice en vista lateral, sin escopa (Figuras 14.102, 14.103) *Duckeana*

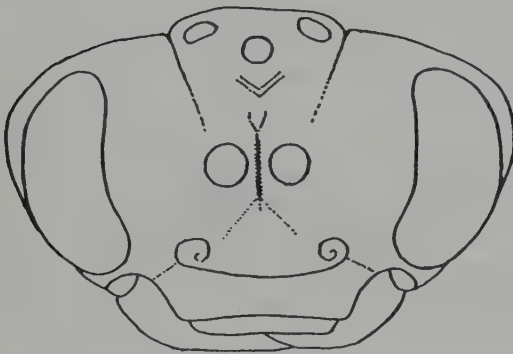


Figura 14.62

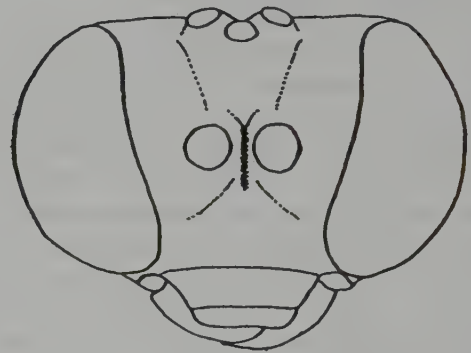


Figura 14.63

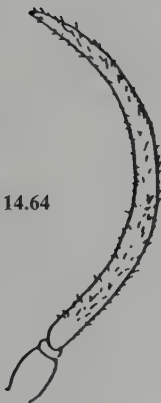


Figura 14.64



Figura 14.65

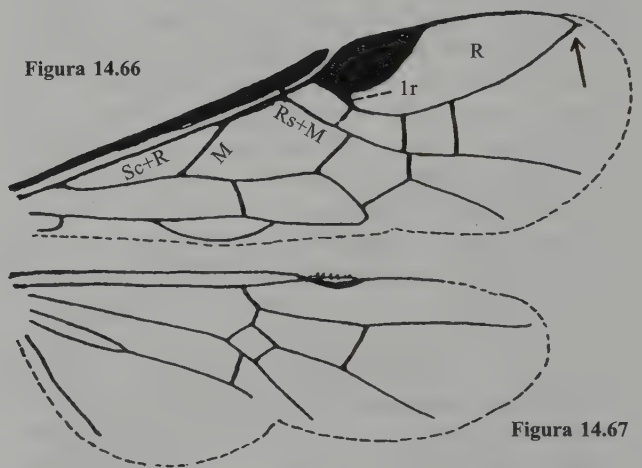


Figura 14.66

Figura 14.67

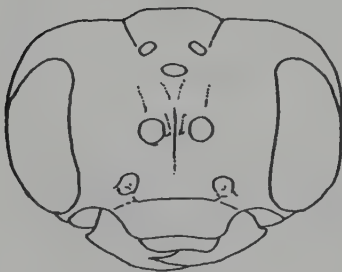


Figura 14.68

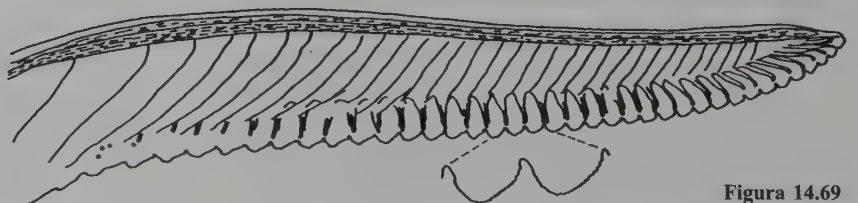


Figura 14.69

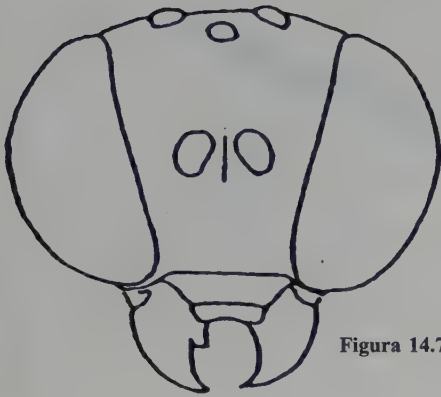


Figura 14.70

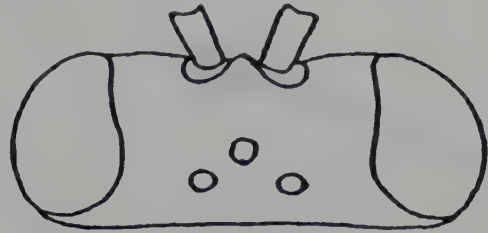


Figura 14.71

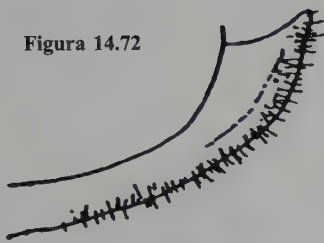


Figura 14.72

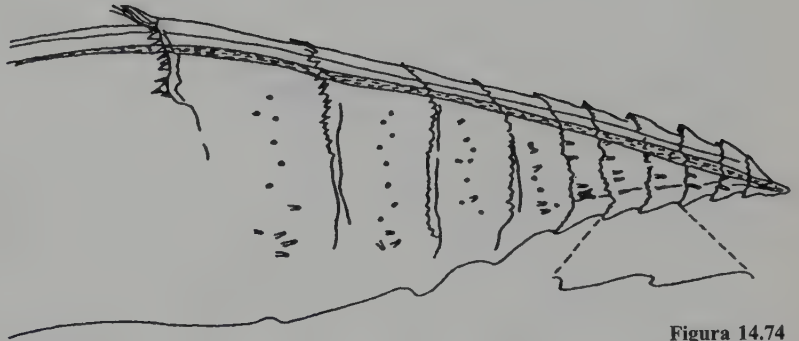


Figura 14.74

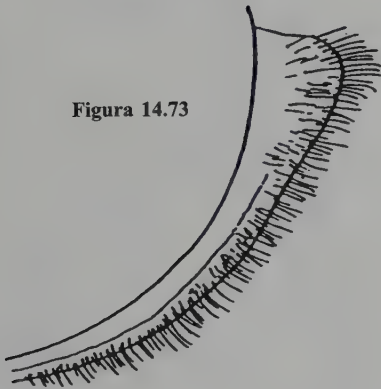


Figura 14.73

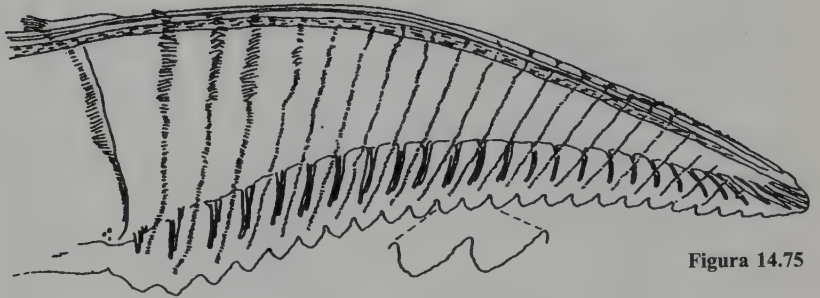


Figura 14.75

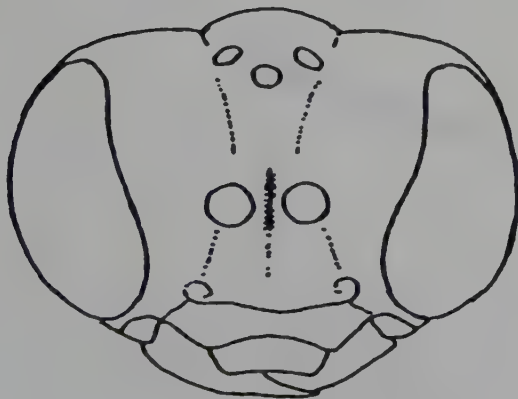


Figura 14.76



Figura 14.77

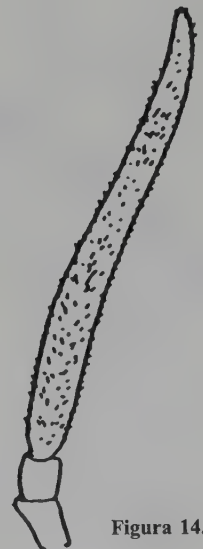


Figura 14.78

Figura 14.79

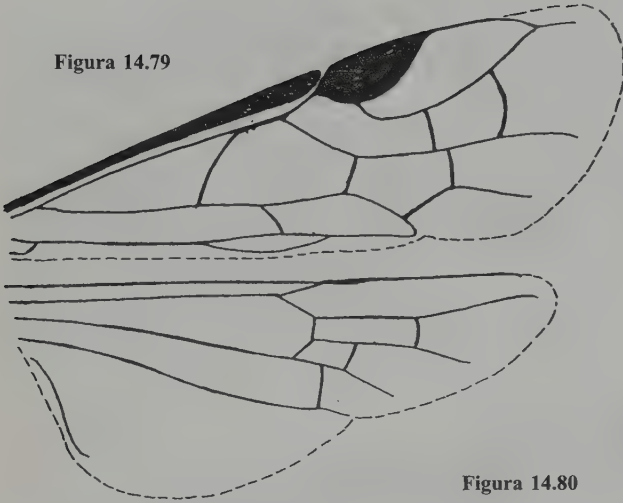


Figura 14.81

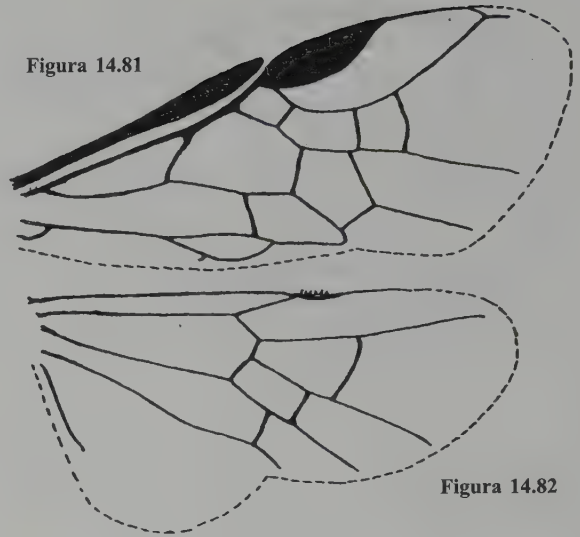


Figura 14.80

Figura 14.82

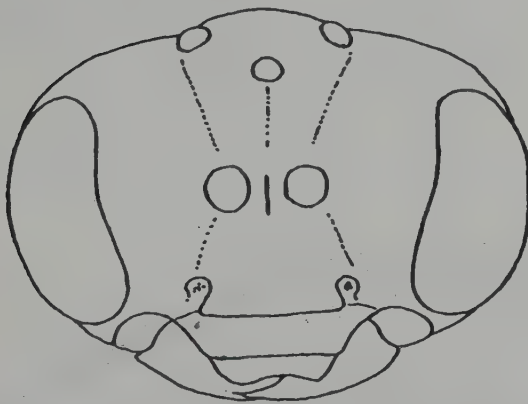


Figura 14.83

Figura 14.84



Figura 14.85

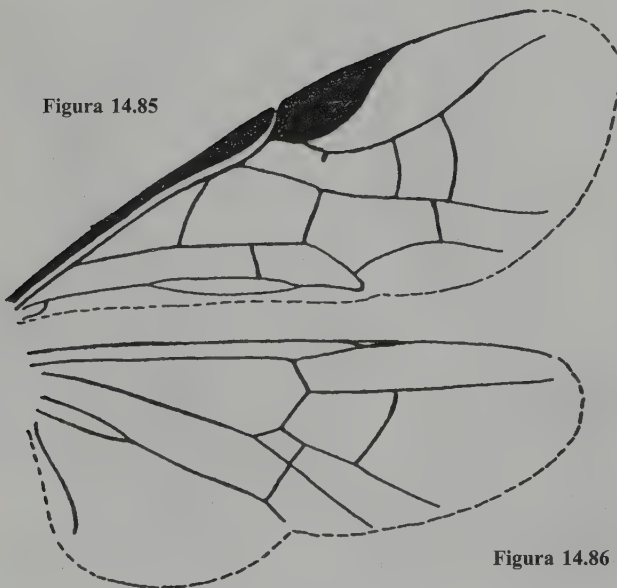


Figura 14.87

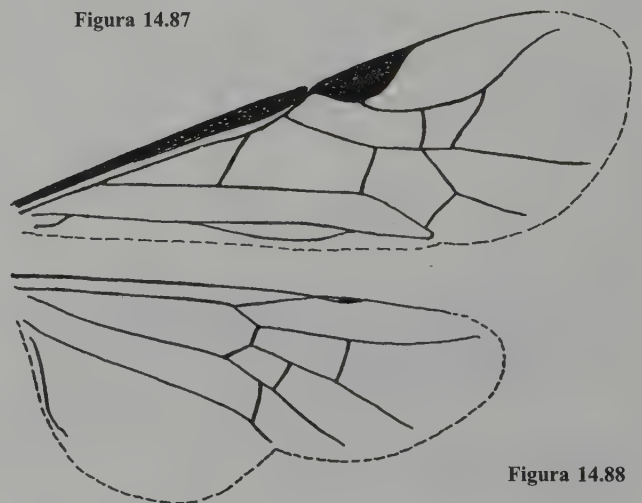


Figura 14.86

Figura 14.88

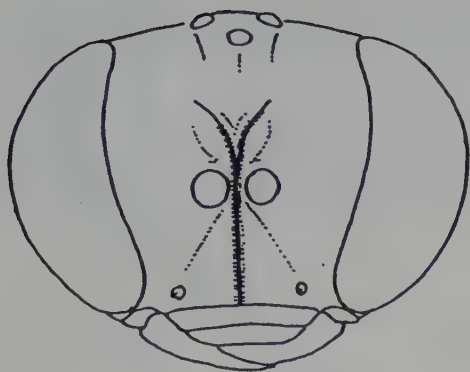


Figura 14.89



Figura 14.90

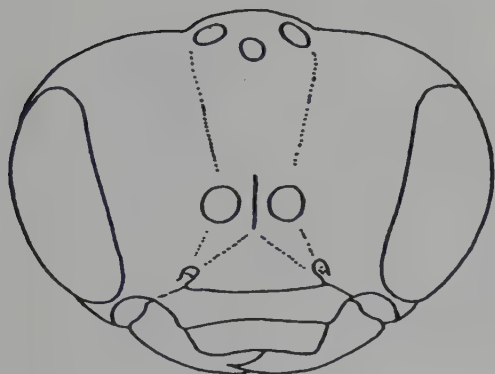


Figura 14.91

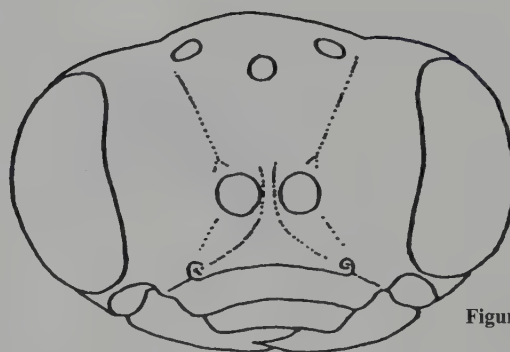


Figura 14.92

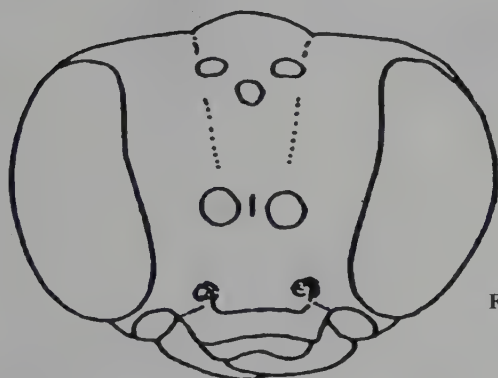


Figura 14.93



Figura 14.94



Figura 14.95

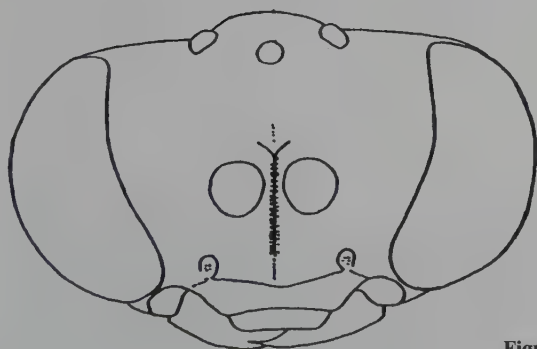


Figura 14.96

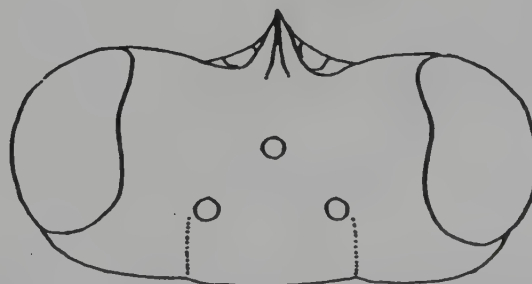


Figura 14.97



Figura 14.98

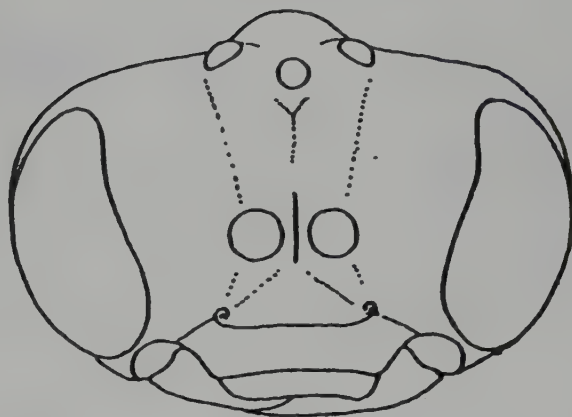


Figura 14.99

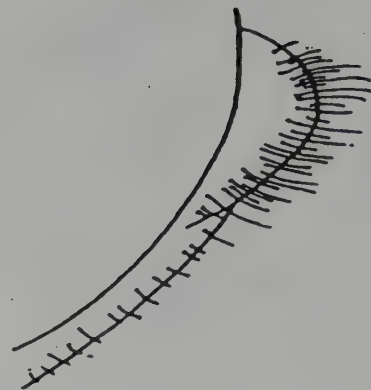


Figura 14.100

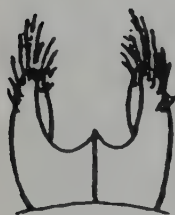


Figura 14.101



Figura 14.102



Figura 14.103

CAPÍTULO 15

Familia Cimbicidae

D. R. Smith

Diagnosis

Avispas gruesas y robustas, longitud de 10 a 15 mm. Color variable, por lo general negro o negro con rojo; pocos completamente naranja. Antena capitada, con 5-6 segmentos. Ala anterior con 2A+3A fusionada a 1A en el centro, formando celdas anales basal y apical (en especies neotropicales); vena transversa 2r presente. Ala posterior con celda anal encerrada y celdas submarginal y discal presentes (ambas). Metapleura fusionada con el primer tergo abdominal. Márgenes laterales del abdomen en ángulos agudos. Tibias sin espinas preapicales. En *Pachylosticta*, uñas tarsales con un pequeño diente subapical en el macho, con diente subapi-



Figura 15.1

cal largo en la hembra; las alas anteriores también son sexualmente dimórficas. Vaina del ovipositor de la hembra dividida en escleritos basal y apical. Genitalia del macho estrofándrica (rotación 180°). Habitus como en la Figura 15.1 (Neártico).

Filogenia

Schulmeister (2003) discute la monofilia de Cimbicidae, ubicándola en el clado Cimbicidae + Diprionidae + Tenthredinidae. Las autoapomorfias para los Cimbicidae incluyen las antenas en forma de clava, primer tergo fusionado con el metepímero, y varios caracteres musculares.

Taxonomía

Casi 15 géneros y 150 especies se conocen en el mundo. Los Cimbicidae están representados en el Hemisferio Sur solamente por la subfamilia Pachylostictinae, con representantes endémicos en Sudamérica. Smith (1988) revisa la familia para el Neotrópico y proporciona claves para sus géneros y especies. *Pachylosticta* incluye cinco especies en

el sur de Brasil y el norte de Argentina, estando entre los cimbicidos más grandes y más coloreados en el Neotrópico. Los otros géneros, *Pseudopachylosticta*, *Pseudabia*, *Brasilabia* y *Lopesiana* son monotípicos.

Debido a sus antenas en forma de clava, los cimbicidos y pérgidos de los géneros *Syzygonia* y *Parasyzygonia* pueden confundirse. En estos géneros de Pergidae, sin embargo, se presentan espinas preapicales sobre las tibias, falta la vena transversa y una celda anal en el ala anterior, faltan las celdas submarginal, discal, y anal en el ala anterior, y se observa una sutura mesosternal.

Biología

Se desconocen las plantas que consumen y sus historias de vida. Todos los cimbicidos neárticos y paleárticos son comedores externos de hojas sobre *Ulmus*, *Alnus*, *Salix*,

Symphoricarpos y *Lonicera*.

Los Cimbicidae son holárticos, excepto la subfamilia Pachylostictinae, la cual es estrictamente neotropical. Esta

subfamilia se encuentra solamente en el sur y sudeste de Brasil, Paraguay y norte de Argentina. No se conoce ningún címbicido entre los Estados Unidos y el sur de Brasil.

Clave para los géneros neotropicales de Cimbicidae

- 1 Partes bucales reducidas, palpos maxilares con 4 segmentos, palpos labiales con 3 segmentos (Figura 15.2) 2
 - Partes bucales normales, palpos maxilares con 6 segmentos, palpos labiales con 4 segmentos (Figura 15.3) 3

- 2(1) Celda submarginal del ala posterior triangular y mucho mas pequeña que la celda discal, celda discal debajo y detrás de la celda submarginal unida en parte a la celda radial (Figura 15.4); ala anterior del macho normal, no producida anteriormente en el estigma; Brasil, Paraguay, norte de Argentina *Pseudopachylosticta*
 - Celdas submarginal y discal del ala posterior casi iguales en talla o celda discal mas pequeña, celda discal localizada directamente debajo de la celda submarginal y no unida a la celda radial (Figura 15.5); en el macho, área estigmal del ala anterior producida anteriormente; este y sur de Brasil, norte de Argentina *Pachylosticta*

- 3(1) Placas basales (primer tergo abdominal) separado en

- la mitad por una sutura claramente definida (Figura 15.6) (lanceta de la hembra larga y delgada, Figura 15.7); Brasil: Río de Janeiro, São Paulo *Brasilabia*
 - Placas basales enteras, completamente esclerotizadas, algunas veces con una carena media baja 4

- 4(3) Vena que separa las celdas submarginal y discal del ala posterior parcialmente atrofiada (Figura 15.8); primer segmento antenal dos veces tan largo como el segundo segmento (Figura 15.9); basitarso posterior tan largo como los dos segmentos siguientes combinados (lanceta de la hembra larga, como en la Figura 15.7); sudeste del Brasil, Paraguay, noreste de Argentina *Pseudabia*
 - Vena que separa las celdas submarginal y discal del ala posterior completa; primer y segundo segmentos antenales subiguales en longitud; basitarso posterior subigual en longitud a los restantes segmentos tarsales combinados (lanceta de la hembra corta, triangular, Figura 15.10); Brasil: Río de Janeiro *Lopesiana*



Figura 15.2

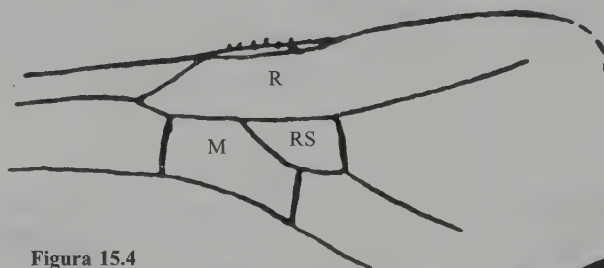


Figura 15.4



Figura 15.3

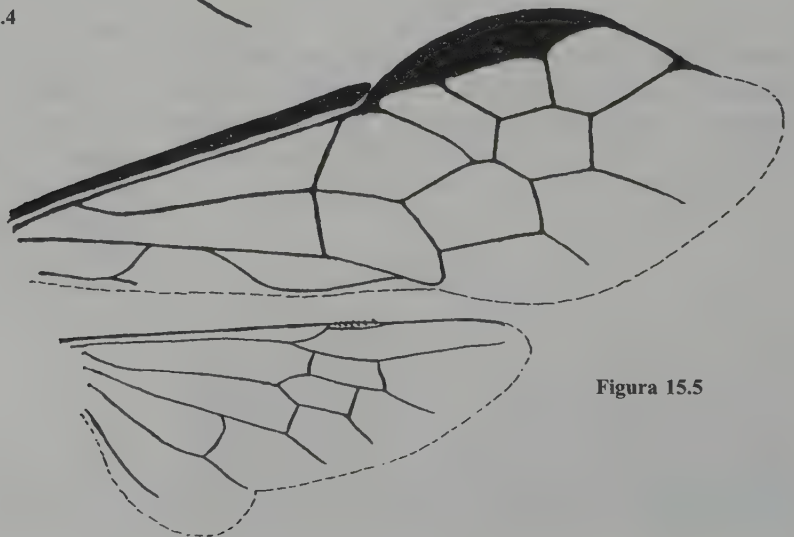


Figura 15.5

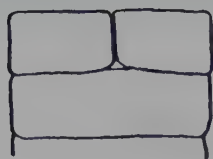


Figura 15.6

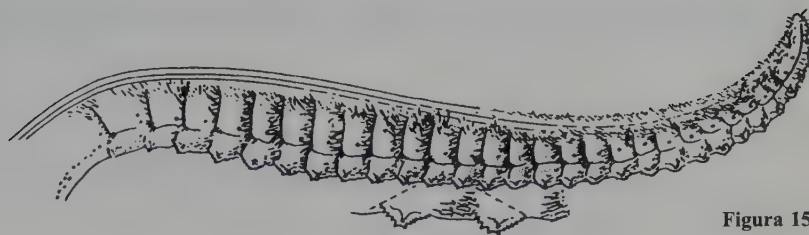


Figura 15.7

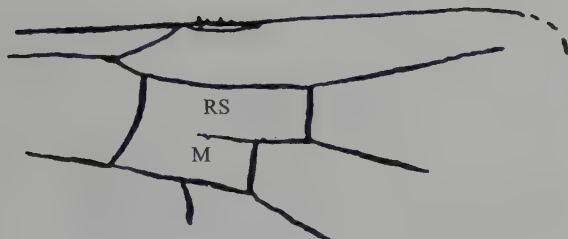


Figura 15.8

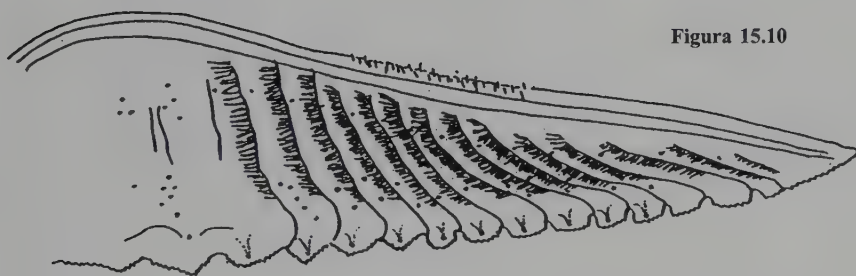


Figura 15.10



Figura 15.9

CAPÍTULO 16

Familia Diprionidae

D. R. Smith

Diagnosis

Avispas robustas, longitud de 8 a 12 mm. Predominan las de color parduzco, pero pueden ser negro parduzcas y algunas verdes cuando están vivas. Antena con 14 a 25 segmentos, serrada en las hembras, unipectinada o bipectinada en los machos. Ala anterior con celda anal, cruzada por una vena anal transversa (Diprioninae) o vena 1A+3A constreñida en la mitad, formando celdas anales basal y apical (Monocteninae); vena transversa 2r ausente. Ala posterior con celda anal presente. Metapleura no fusionada con el primer tergo abdominal. Tibias sin espinas preapicales; ambas espolones apicales

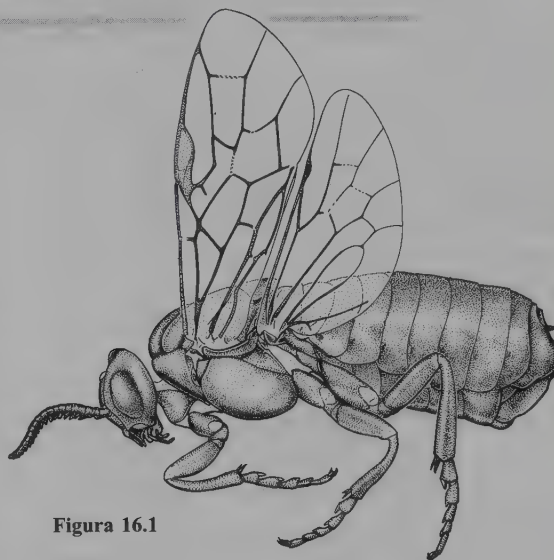


Figura 16.1

largos. Vaina del ovipositor de la hembra dividida en dos escleritos. Genitalia del macho estrofándrica (rotada 180°). Habitus en la Figura 16.1.

Filogenia

El análisis hecho por Schulmeister (2003) muestra que Diprionidae tiene relaciones cercanas con Tenthredinidae y Cimbicidae en Tenthredinoidea, y se soporta en la monofilia de Diprionidae + Cimbicidae. Las autopomorfias de los Diprionidae incluyen las proyecciones laterales de los flagelómeros de ambos sexos y las antenas pectinadas de los machos.

Taxonomía

Seis géneros y cerca de 130 especies se conocen alrededor del mundo. Hay dos subfamilias, Diprioninae y Monocteninae, ambas holárticas. En el Hemisferio Occidental tres géneros se extienden desde el sur hasta el norte de Centro América, *Neodiprion*, *Zadiprion* y *Monoctenus*, y un género, *Neodiprion*, tiene lugar en Cuba (Smith 1988). Smith

(1974b) propone una clave para los géneros de Norteamérica y revisa *Zadiprion* (Smith 1971b), mientras que Wong y Szlabay (1986) proporcionan una clave para los géneros basada en larvas. Smith (1988) presenta una clave para géneros y especies de México y Centroamérica que incluye cuatro especies de *Zadiprion*, cinco especies de *Neodiprion*, y una especie de *Monoctenus*.

Biología

La mayoría de las larvas son comedoras externas de hojas sobre coníferas, la única excepción conocida es *Augonoctenus libocedrii*, la cual come dentro de los conos de *Libocedrus decurrens* en el oeste de los Estados Unidos. Diprioninae se alimenta exclusivamente sobre Pinaceae y Monocteninae sobre Cupressaceae. Comúnmente las larvas son gregarias, pero pueden dispersarse en sus últimos estadios. Empupan dentro de un capullo duro, papiráceo y cilín-

drico en la superficie o en la hojarasca del bosque. Hay múltiples generaciones al año. Smith (1988) ofrece información sobre hospederos. En Guatemala, *Zadiprion howdeni* se alimenta sobre *Pinus oaxacana*; en el sur de México, *Neodiprion autumnalis* se alimenta sobre *Pinus arizonica* y *P. teocote*; en Belice, Nicaragua, El Salvador y Honduras, *Neodiprion excitans* consume *Pinus caribea* y *P. oocarpa*. *Neodiprion cubensis*, *N. insularis*, y *N. merkei* en Cuba se alimentan sobre *Pinus cubensis*, *P. carbaea* y *P. maestrensis* (Hockmut 1972, 1984).

En términos económicos, este es uno de los grupos de avispas sierra mas importantes en bosques de coníferas a escala mundial; pueden causar pérdidas en el desarrollo o mortalidad de árboles. Un cierto número de especies son especialmente destructivas en plantaciones. Algunas de las más destructivas son especies invasoras tales como *Neodiprion sertifer*, *Diprion similis* y *Gilpinia hercyniae*, las cuales son nuevas en Norteamérica (Smith 1979b). En Guate-

mala, un «*Diprion*» no identificado se registra en pinos (Alvarado 1938, 1939), y *Neodiprion excitans* se considera destructivo en Belice (Wilkinson y Drooz 1979). En el estado mexicano de Michoacán, y en áreas adyacentes, *Zadiprion falsus* (en gran parte de la literatura como *Z. vallicola*) ha sido particularmente destructiva (Olmedo 1932; Mendiola 1942; Lara y Ortiz 1969; Ribadeneira 1970; Cisneros 1976; Solórzano 1977). En México, Jiménez (1976) y Hernández (1980) reportan a *Neodiprion omosus* (como *N. gillettei*) en pinos.

Los Diprionidae son holárticos y son exclusivos del Hemisferio Norte. Probablemente coexisten con bosques de coníferas que se extienden desde el sur hasta el norte de Centroamérica. *Neodiprion* es holártico y se encuentra desde Canadá hasta Cuba y el norte de Centroamérica; *Zadiprion* se encuentra desde el oeste de los Estados Unidos hasta Guatemala y *Monoctenus* se encuentra desde Canadá hasta Guatemala.

Clave para los géneros neotropicales de Diprionidae

- 1 Celda anal del ala anterior contraída en la mitad, con celdas anales basal y apical (Figura 16.2); segmentos flagelares del macho unipectinados (Figura 16.4B) (*Monoctenus*); sur de Canadá hasta Guatemala ... ***Monoctenus***
- Celda anal del ala anterior no contraída, vena transversa anal (a) presente (Figura 16.3); macho con al menos 10 segmentos flagelares basales bipectinados (Figura 16.4A) (*Diprioninae*) 2
- 2(1) Almohadilla pulvinar del basitarso posterior de la hembra más corto que el ancho del basitarso (Figura 16.5A); espolones tibiales posteriores normales, el interno

- más largo que el ancho de la mitad apical de la tibia; antena usualmente con 16-20 segmentos, antena del macho con todos los segmentos unipectinados excepto el último que es bipectinado; sur de Canadá hasta Nicaragua ***Neodiprion***
- Hembra con almohadilla pulvinar del basitarso posterior más largo que el ancho apical del basitarso (Figura 16.5B); espolones tibiales posteriores subclavados, no más largos que la mitad del ancho apical de la tibia; antena con 21-25 segmentos, antena del macho con 5 segmentos flagelares apicales unipectinados; sur de Estados Unidos hasta Guatemala) ***Zadiprion***

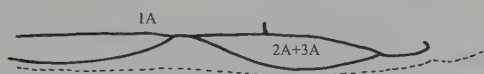


Figura 16.2

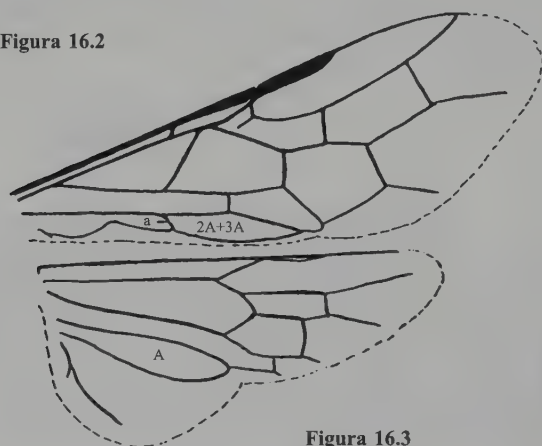


Figura 16.3

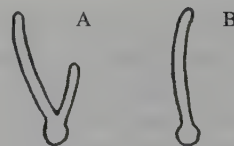


Figura 16.4

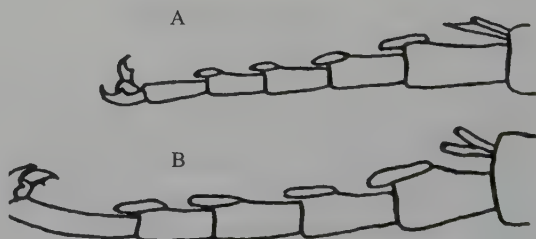


Figura 16.5

CAPÍTULO 17

Familia Pergidae

D. R. Smith

Diagnosis

Diversos en estructura, talla y color, desde 3.0 hasta 15.0 mm en longitud; sólo negros, o con combinaciones que van desde rojo y negro hasta diferentes proporciones de naranja, amarillo y negro; alas negras, o hialinas. Antenas con 6, 7, 8, 10, o 12 hasta 25 segmentos, raramente 9 segmentos (un género de Acordulecerinae), filiforme, serrada, o pectinada. Ala anterior sin vena transversa 2r, usualmente sin una celda anal cerrada (excepto Perreyiinae); ala posterior sin celdas submarginal, discoidal, y anal cerradas. Metapleura fusionada con el primer segmento abdominal. Vaina del ovipositor de la hembra no dividida, escleritos basal y apical fusionados. Apéndice

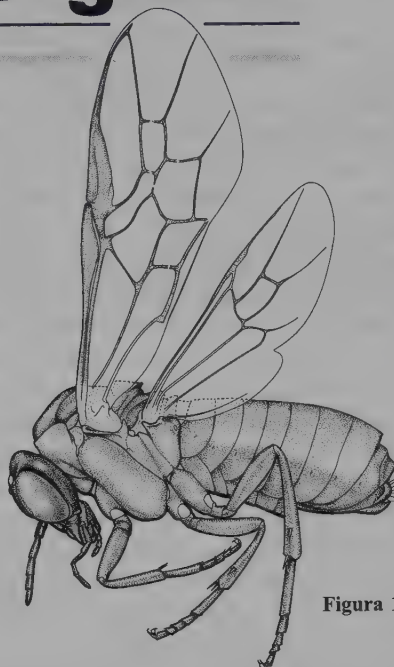


Figura 17.1

mesosculdelar ausente, fusionado con el mesosculelo. Genitalia del macho estrofándrica (rotada 180°). Habitus en la Figura 17.1

Filogenia

Grupo hermano de Argidae, según el carácter de la fusión del primer segmento abdominal y la metapleura, y la fusión de los escleritos de la vaina del ovipositor de la hembra (Schulmeister 2003). Las autopomorfias para Pergidae son los cuatro o mas flagelómeros antenales, celda anal casi siempre ausente en el ala anterior (excepto Perreyiinae y algunos géneros indoafricanos), y celdas cerradas submarginal, discoidal y anal siempre ausentes en el ala posterior.

Taxonomía

Smith (1978) ofrece un catálogo de la fauna mundial y después (Smith 1990) revisa la fauna neotropical incluyendo 8 subfamilias, 32 géneros y 256 especies. Las subfamilias

Conocoxinae, Syzygoniinae, Parasyzygoniinae, Loboceratinae y Acordulecerinae son exclusivamente del Nuevo Mundo, mientras los Pergulinae, Philomastiginae y Perreyiinae están distribuidos en la región indoafricana. Seis subfamilias son exclusivamente africanas. Smith (1990) proporciona claves para los géneros y la mayoría de las especies, con la excepción de varios géneros grandes como *Acordulecera* y *Anathulea*, los cuales, cuando estén mejor estudiados, probablemente sumen otras 200 especies. Subsecuentemente, Smith (1995a) describe un nuevo género y especie, *Philoperra obscura* de Chile, y Smith (en Smith y Janzen 2003b) describe tres especies de *Acordulecera* de Costa Rica. Dos especies de *Cladomacra*, un género de Perreyiinae que tiene lugar en Papua Nueva Guinea e Indonesia, están entre las pocas avispa sierra ápteras conocidas (Naumann 1984; Shinohara 1986). La apteria no se conoce en los Pergidae neotropicales.

Biología

Las larvas de la mayor parte de las especies se alimentan externamente; sin embargo las especies del género australiano *Phylacteophaga* minan hojas de *Eucalyptus* y la especie neotropical *Corynophilus pumilis* en Brasil mina hojas de *Roupala* (Smith 1995a). Se conocen plantas alimenticias y hábitos para muy pocas especies. *Perreyia tropica* y *Perreyia flavipes* se alimentan en pastos o en hojarasca muerta en Costa Rica y Sudamérica (Flores *et al.* 2000; Dutra *et al.* 1997; Riet-Correa *et al.* 1998; Soares *et al.* 2001), y una especie de *Decameria rufiventris* se alimenta sobre hongos (*Auricularia*, Auriculariaceae) (Smith 1995), el único caso de fungivoría en avispas sierra. Por lo general, las larvas se alimentan sobre follaje en desarrollo. La plantas alimenticias conocidas, en su mayoría desde Smith (1990) y Smith y Janzen (2003b), incluyen *Erythroxylon* (Erythroxylaceae), *Arrabidaea* (Bigoniaceae) y *Posoqueria* (Rubiaceae) para *Acordulecera*; *Mesechites* (Apocynaceae) para *Aulacoamerus*; *Hippocratea* (Hippocrateaceae) para *Anathulea*; *Nothofagus* (Nothofagaceae) para *Ceraspastus volupis*; *Roupala* (Protaceae) para *Corynophilus pumilis*; *Psidium guajava* (Myrtaceae) para *Enjijus*, *Haplostegus*, *Sutwanus* y *Truqus*; *Schinus* (Anacardiaceae) para *Heteroperreyia*; *Tibouchina* (Melastomataceae) para *Syzygonia*; *Solanum* (Solanaceae) para *Tequus*.

Las larvas se alimentan individualmente o gregariamente sobre el follaje de las plantas. La pupa se desarrolla usualmente en un capullo en la hojarasca superficial. Se ha observado cuidado maternal en *Syzygonia cyanocephala* — que se alimenta sobre *Tibouchina* —, en Brasil (Azevedo-Marques 1933). Especies de *Perreyia* viajan sobre la superficie en grupos o masas, donde se alimentan sobre hojas en descomposición. Flores *et al.* (2000) ofrece información sobre la biología de *Perreyia tropica* en Costa Rica y observa agregaciones larvales de 50 o más individuos avanzando como una sola unidad que puede tener una longitud mayor a 30 cm, 10 cm de ancho, y 5 cm de altura en la parte media. Agregaciones similares se conocen de *Perreyia flavipes* en

Brasil (Soares *et al.* 2001). Tales masas larvales han sido observadas por Wheeler y Mann (1923) en Bolivia, Brasil y Guyana; estas masas pueden incluir otras especies de Perreyiinae.

La mayoría de las historias de vida o notas están asociadas con especies de alguna importancia económica. Especies de *Tequus* pueden dañar la papa en Perú y Bolivia (Wille 1943; Carrasco 1967; Aréstegui 1976; Smith 1981a). Las que se alimentan sobre guayaba son, algunas veces, plaga (Pyenson 1940; Benson 1941; Pedrosa-Macedo 2000). *Heteroperreyia hubrichi*, del sur de Brasil y Uruguay, ha sido considerada apta para su introducción en Estados Unidos como control en el árbol de pimienta del Brasil, *Schinus terebinthifolius* (Medal *et al.* 1999) y *Haplostegus epimelas* ha sido considerada para exportación como control de *Psidium* (Pedrosa-Macedo 2000). Algunas especies de *Perreyia* en Sudamérica son venenosas para el ganado porcino, o el ganado mayor, al ser ingeridos con el pasto (Costa Lima 1941; Camargo 1955; 1956; Dutra *et al.* 1997; Riet-Correa *et al.* 1998; Soares *et al.* 2001). MacDonald y Ohmart (1993) presentan una buena visión general de las historias de vida e interacciones con plantas alimenticias de los Pergidae australianos.

Pergidae se conoce solamente en las regiones Australiana, Neotropical y Neártica. Esta es la familia dominante de avispas sierra en Australia, con casi 160 especies conocidas. Solamente un género, *Acordulecera* (Acordulecerinae), se encuentra en el Neártico, se conoce desde Canadá hasta el norte de Argentina y es el único género pérgido conocido en las Indias Occidentales (Montserrat, Dominica, St. Vincent).

Por otra parte, los Pergidae están generalmente distribuidos en el Neotrópico. Los Acordulecerinae son en su mayoría de amplia distribución, y están diseminados desde Canadá hasta el sur de Chile (Magallanes). Los Perreyiinae, Pergulinae, Loboceratinae y Syzygoniinae se encuentran desde México hasta el norte de Argentina. Los Parasyzygoniinae son conocidos solamente de Brasil y Venezuela, y los Philomastiginae y Conocoxinae tienen lugar solamente en el centro y sur de Chile y Argentina.

Clave para las subfamilias neotropicales de Pergidae

- | | |
|--|--|
| <p>1 Celda anal presente en el ala anterior, peciolada; celda discoidal inusualmente grande (Figura 17.2) (tibia media y posterior sin espinas preapicales; tibia anterior con 2 espinas apicales; antena con 10-25 segmentos, filiforme, serrada, o pectinada en algunos machos); México a Argentina, Chile Perreyiinae</p> <p>- Celda anal del ala anterior ausente o solamente un tocón basal de 2A+3A presente (Figura 17.3); celda discoidal no inusualmente grande 2</p> | <p>2(1) Tibias media y posterior sin espinas preapicales (antena corta, filiforme, con 6 a 7 segmentos) 3</p> <p>- Tibias media y posterior o solamente la tibia media con espinas preapicales 4</p> <p>3(2) Tibia anterior con una espina apical (Figura 17.4); coxa posterior y fémur posterior no agrandados, fémur posterior sin surco ventral y sin espinas; vena 2A+3A del ala anterior completamente ausente (como en la Figura</p> |
|--|--|

- 17.3); México a Brasil **Pergulinae**
- Tibia anterior con 2 espinas apicales; coxa posterior agrandada, comúnmente casi tan larga como el fémur posterior (Figuras 17.5, 17.6); celda anal del ala anterior parcialmente abierta, 2A+3A es una vena corta apicalmente producida en el punto basal de la celda (Figura 17.7); Chile y sur de Argentina **Conocoxinae**
- 4(2) Tibia media con espina preapical, tibia posterior sin espina preapical (antena filiforme o ligeramente clavada, con 7 segmentos (Figura 17.8), con 14 segmentos solamente en *Hyperoceros* (Figura 17.9); mesoscudelo lateralmente carenado; base de la celda mediana del ala posterior no en línea recta; México a norte de Argentina **Loboceratinae**
- Tibias media y posterior con espinas preapicales **5**
- 5(4) Antena larga, con más de 18 segmentos, filiforme en la hembra, serrada en el macho (Figuras 17.10, 17.11) (placas basales completamente esclerotizadas, no emarginadas detrás; palpos maxilares con 6 segmentos, palpos labiales con 4 segmentos; costa estrecha); Chile, sur de Argentina **Philomastiginae**
- Antena corta, 5-9 segmentos, filiforme o clavada, pectinada en algunos machos **6**
- 6(5) Palpos maxilares con 6 segmentos, palpos labiales con 4 segmentos; labio trilobado; venas formando la base de la celda submarginal (Rs) en el ala posterior usualmente casi rectas (Figura 17.12); Canadá hasta Argentina **Acordulecerinae**
- Palpos maxilares con 3 a 5 segmentos; palpos labiales con 2 a 3 segmentos; labio con 1 o 3 lóbulos; venas formando la base de la celda submarginal (Rs) en el ala posterior no en línea recta (Figura 17.13) **7**
- 7(6) Costa del ala anterior estrecha, vena transversa intercostal usualmente presente (Figura 17.14); labio trilobado; clipeo emarginado (Figura 17.15); antena clavada (Figura 17.16); Venezuela, Brasil **Parasyzygoniinae**
- Costa del ala anterior hinchada, mas ancha que la casi inexistente área intercostal, vena transversa intercostal ausente (Figura 17.18); labio con un solo lóbulo; clipeo trunco (Figura 17.19); antena filiforme o ligeramente clavada, en algunos machos pectinada (Figuras 17.17, 17.38, 17.39, 17.40B, C); México hasta Argentina **Syzygoniinae**

Figura 17.2

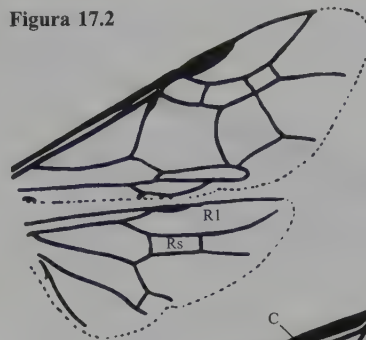


Figura 17.3

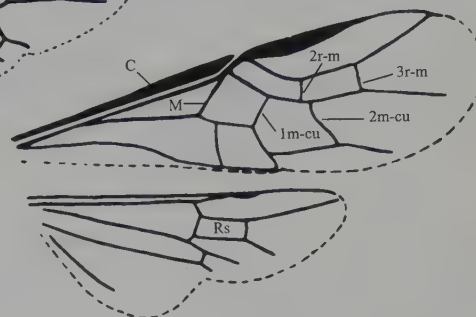


Figura 17.4



Figura 17.5

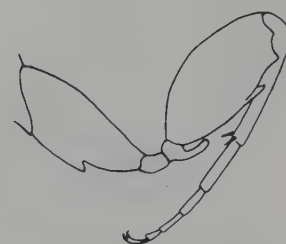


Figura 17.6

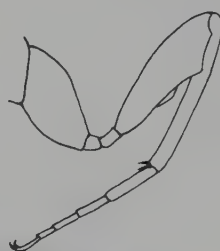


Figura 17.7

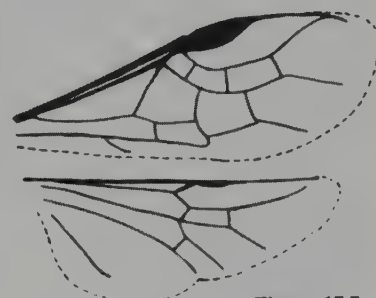


Figura 17.8



Figura 17.9



Figura 17.10



Nota: La subfamilia Pergulinae presenta sólo el género *Pergula*, conocido desde México hasta Brasil. La subfamilia Parasyzygoniinae presenta un solo género, *Parasyzygonia*, registrado para Brasil y Venezuela.

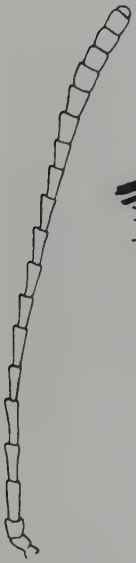


Figura 17.11

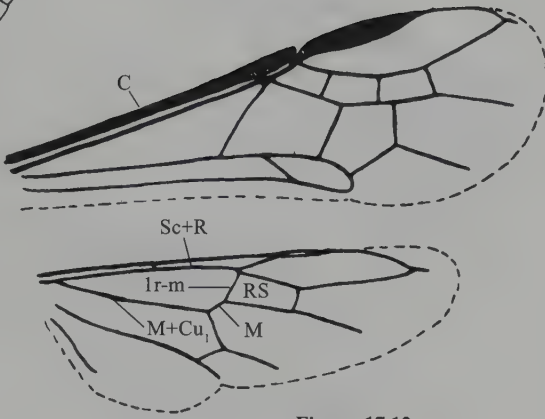


Figura 17.12

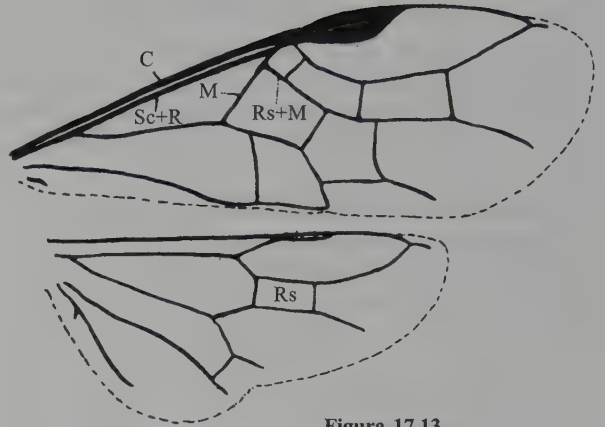


Figura 17.13

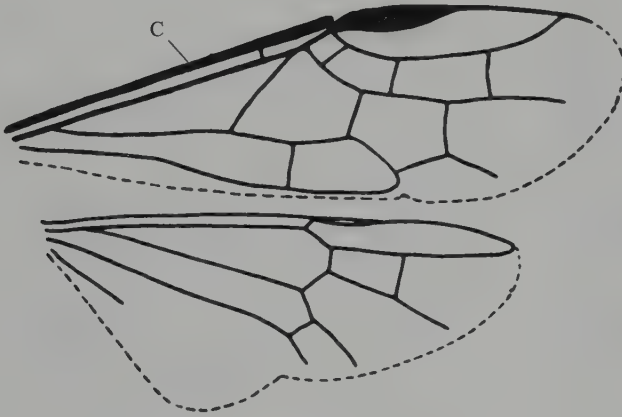


Figura 17.14



Figura 17.15



Figura 17.16



Figura 17.17

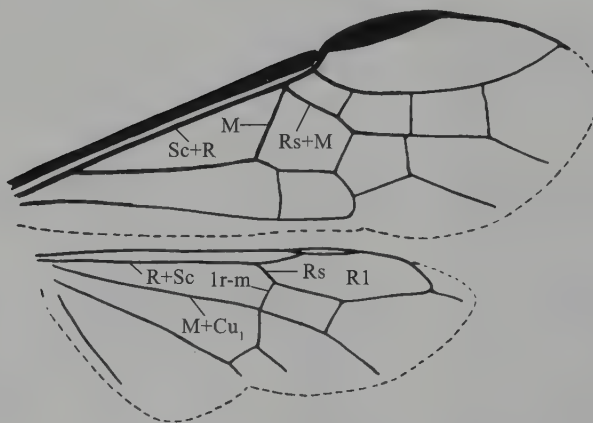


Figura 17.18



Figura 17.19

Claves para los géneros neotropicales de Philomastiginae

- 1 Ala anterior con 4 celdas submarginales (Figura 17.14); 4to segmento del palpo maxilar delgado (Figura 17.21); mandíbula izquierda simple (Figura 17.22); antena de la hembra engrosada hacia el ápice (Figura 17.11) *Ceropastus*
- Ala anterior con 2 o 3 celdas submarginales; 4to segmento del palpo maxilar delgado o ensanchado (Figura 17.23); mandíbula derecha con 2 dientes internos (Figura 17.24); antena de la hembra del mismo ancho en toda su longitud (Figura 17.25) 2

- 2(1) Antena filiforme; celda anal ausente, sin muñón de la 2A+3A; 4to segmento del palpo maxilar ensanchado *Ecopatus*
- Antena serrada (como en la Figura 17.20); vena 2A+3A del ala anterior presente como un muñón proyectándose apicalmente, de esta manera la celda anal aparece casi completa; 4to segmento del palpo maxilar delgado *Philoperra*

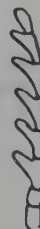


Figura 17.20

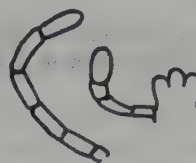


Figura 17.21



Figura 17.22

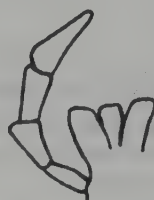


Figura 17.23



Figura 17.24

Claves para los géneros neotropicales de Perreyiinae

- 1 Clípeo con emarginación central profunda (Figura 17.26) (antena con 10 a 12 segmentos, filiforme o serrada en ambos sexos; ala posterior con celda marginal cerrada, su ápice cercano a la margen apical del ala; lanceta de la hembra bien esclerotizada, con anillos distinguibles, diente anular, y serrulas) *Camptoprium*
- Clípeo trunco (Figura 17.27) 2

- 2(1) Celda marginal del ala posterior (R1) corta, finalizando a cierta distancia del ápice del ala y con una vena accesoria larga que es igual a 1/5 hasta 1/2 de la longitud de la celda marginal (Figura 17.18); ovipositor de la hembra reducido, muy pequeño, débilmente esclerotizado, y sin anillos y serrulas (como en la figura 17.29) 3
- Celda marginal del ala posterior (R1) abierta o cerrada; si es cerrada, entonces finaliza cerca del ápice del ala; ningún muñón de una vena accesoria o uno muy corto (Figura 17.2); ovipositor de la hembra variado 4

- 3(2) Antena del macho pectinada (Figura 17.30B), antena de la hembra filiforme, no serrada, y segmentos no expandidos en sus ápices (Figura 17.30A); antena con 15 a 22 segmentos (hembra usualmente con antena larga y delgada, un área post-ocular muy corta usualmente más ancha que larga, y con puntos esparcidos sobre la cabeza) *Perreyiella*



Figura 17.25

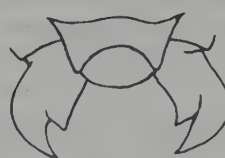


Figura 17.26



Figura 17.27



Figura 17.28

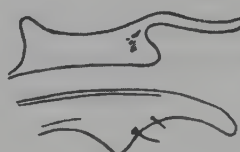


Figura 17.29

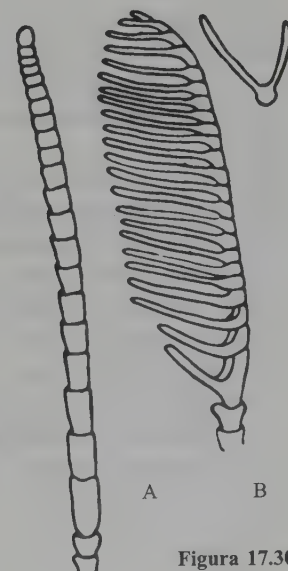


Figura 17.30

- Antena de ambos sexos filiforme o serrada, no pectinada; antena con 10 a 18 segmentos, usualmente con menos de 15 segmentos (Figura 17.31) (hembra usualmente con antena engrosada, un área post-ocular larga, 1.5 a 2 veces más larga que ancha, y, excepto por unas pocas especies, sin puntos sobre la cabeza) ***Decameria***



Figura 17.31

- 4(2)** Antena con 11 segmentos, filiforme, delgada (espacio malar tan ancho como el diámetro del ocelo frontal; vaina simple, redondeada en vista lateral y delgada desde arriba, sin escopa; lanceta de la hembra con anillo claro y diente ventral; macho desconocido) ***Barilochia***



Figura 17.33

- Antena con 10 a 20 segmentos, comúnmente gruesa, pectinada, o serrada (Figuras 17.20, 17.29, 17.32) **5**

- 5(4)** Lanceta de la hembra bien desarrollada, esclerotizada y con anillo distinguible, dientes usualmente anulares y sérrulas (Figura 17.33); vaina ancha, con escopa; antena del macho serrada; celda marginal del ala posterior cerrada en el ápice; palpo maxilar con 5 o 6 segmentos ***Heteroperreyia***



Figura 17.32

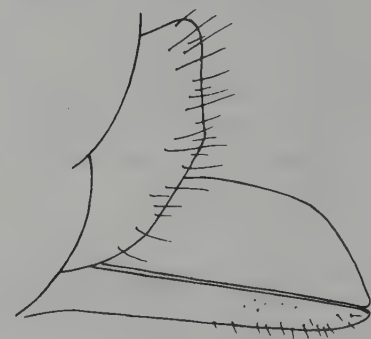


Figura 17.34

- Lanceta de la hembra reducida, pobremente desarrollada, débilmente esclerotizada, sin anillos o sérrulas, usualmente con pocas sedas (Figura 17.34); mitades laterales de la vaina adelgazadas, no en forma de escopa; antena del macho usualmente pectinada, pero algo serrada; celda marginal del ala posterior abierta o cerrada en el ápice; palpo maxilar usualmente con 4 segmentos... .. ***Perreyia***

Clave para los géneros neotropicales de Conocoxinae

- 1** Cuatro celdas submarginales en el ala anterior (Figura 17.7) (Antena más larga que el ancho de la cabeza, con 7 segmentos, 3er segmento subigual en longitud a los siguientes 2 segmentos combinados, Figura 17.35) ***Conocoxa***

- Tres celdas submarginales en el ala anterior **2**

- 2(1)** Antena corta, su longitud igual al ancho de la cabeza, 3er segmento igual a los siguientes 2 1/2 segmentos combinados, 4to y 5to segmentos de longitud no mayor del doble del ancho, aparentemente con 6 segmentos con el segmento apical ligeramente agrandado e indistinguiblemente dividido en el centro (Figura 17.36) ***Nithulea***

- Antena 1 1/4 veces el ancho de la cabeza, 3er segmento subigual a los siguientes 2 segmentos combinados, 4to y 5to segmentos mas de 2 veces más largos que anchos, con 7 segmentos (Figura 17.37) ***Lycosceles***



Figura 17.35



Figura 17.36



Figura 17.37



Figura 17.38

Clave para los géneros neotropicales de Syzygoniinae

1 Antena con 5 segmentos, capitada (Figura 17.38) (espinas tibiales preapical y apical más cortas que el ancho de la tibia posterior en el ápice; placas basales esclerotizadas; ala anterior con 4 celdas submarginales, Figura 17.13) *Syzygonia*

- Antena con 7 a 8 segmentos, filiforme a serrada o ligeramente agrandada hacia el ápice, pectinada en machos de *Lagideus* (Figura 17.40A, B, C) 2

2(1) Antena con 7 segmentos, filiforme (Figura 17.39) *Incalia*

- Antena con 8 segmentos, filiforme, serrada, unipectinada o bipectinada (Figuras 17.40A, B, C; 17.41) 3

3(2) Antena filiforme en ambos sexos (Figura 17.41); ala anterior con 4 celdas submarginales (Figura 17.18); placas basales profundamente emarginadas detrás, solamente una margen angosta anterior esclerotizada dejando un área grande membranosa; espinas tibiales mas cortas o subiguales en longitud al ancho de la tibia posterior en el ápice *Paralypia*

- Antena usualmente serrada en la hembra, pectinada en machos (Figura 17.40A, B, C); ala anterior con 3 celdas submarginales (Figura 17.42); la mitad o más de las placas basales esclerotizada, recta detrás, dejando una pequeña área membranosa; espinas tibiales al menos 2 veces más largas que el ancho de la tibia posterior en el ápice *Lagideus*

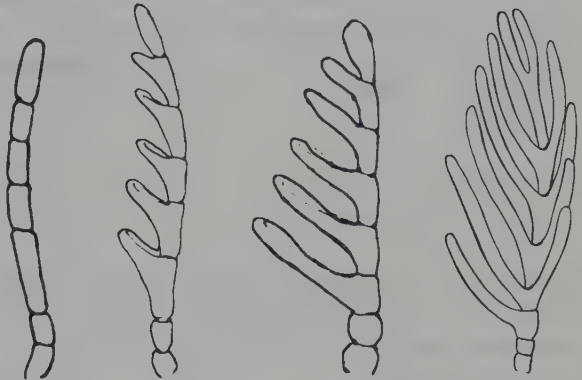


Figura 17.39 Figura 17.40A Figura 17.40B Figura 17.40C

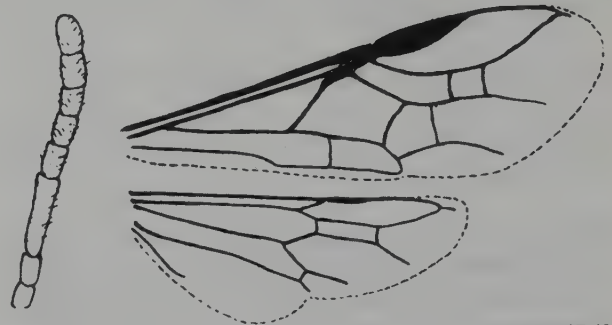


Figura 17.41

Figura 17.42

Clave para los géneros neotropicales de Loboceratinae

1 Antena con 14 segmentos, subclavada (Figura 17.43); espacio malar igual al diámetro del ocelo frontal; mesoscutelo con márgenes redondeadas; palpos cortos (Figura 17.44), subiguales a la longitud del ojo; macho desconocido *Hyperoceros*

- Antena con 7 segmentos, filiforme o sólo ligeramente agrandada hacia el ápice (Figura 17.45); espacio malar lineal o casi lineal; mesoscutelo con márgenes crenadas; palpos largos, mucho mas largos que la longitud del ojo 2

2(1) Patas posteriores agrandadas, raptorias (Figura 17.46); fémur posterior engrosado y con espinas; espinas tibiales posteriores subiguales al ancho de la tibia posterior en el ápice; hembra desconocida *Skelosyzygonia*

- Patas posteriores normales, no agrandadas; fémur posterior no engrosado y sin espinas; espinas tibiales apicales posteriores mucho mas largas que el ancho de la tibia posterior en el ápice y casi tan largas como el basitarso posterior *Aulacomerus*

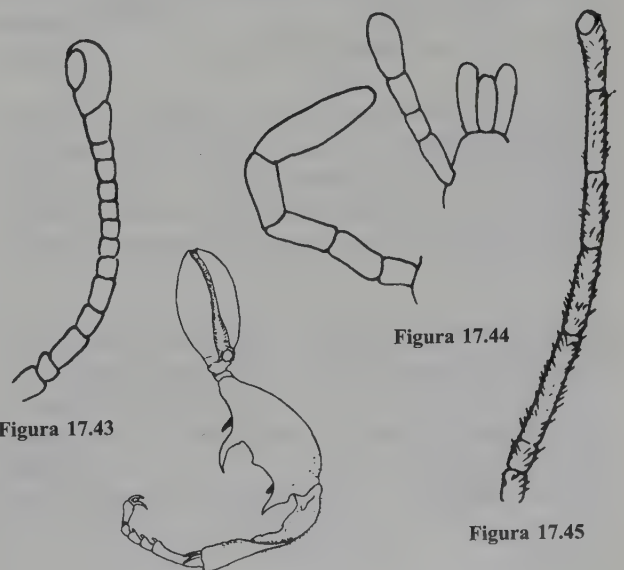


Figura 17.43

Figura 17.44

Figura 17.46

Figura 17.45

Clave para los géneros neotropicales de Acordulecerinae

- 1 Antena muy corta, como estilete, segmentación no clara (Figura 17.47) (conocido solamente de la descripción original) *Ceratoperia*
 - Antena con 6 a 9 segmentos, segmentación distinguible ..
 2
- 2(1) Antena con 9 segmentos (Figura 17.48) *Truquus*
 - Antena con 5 a 8 segmentos 3
- 3(2) Antena con 8 segmentos (Figura 17.49) (ala anterior con 4 celdas submarginales, Figura 17.50; distancia interocular inferior mas grande que la longitud del ojo) *Giladeus*
 - Antena con 6 o 7 segmentos..... 4
- 4(3) Antena con 7 segmentos 5
 - Antena con 6 segmentos 8
- 5(4) Tercer segmento antenal más largo que el 4to (Figura 17.51) 6
 - Tercer segmento antenal más corto o igual en longitud que el 4to (Figura 17.52) 7
- 6(5) Antena filiforme, delgada; cabeza en vista dorsal fuertemente estrecha detrás de los ojos; distancia interocular inferior mas corta que la longitud del ojo ...*Corynophilus*
 - Antena corta, ligeramente clavada; cabeza en vista dorsal algo ensanchada detrás de los ojos; distancia interocular inferior más grande que la longitud del ojo *Sutwanus*
- 7(5) Ala anterior con 4 celdas submarginales (Figura 17.50) *Acorduloceridea*
 - Ala anterior con 3 celdas submarginales *Busalus*
- 8(4) Clípeo con emarginación circular (Figura 17.53) (ojos pequeños, distancia interocular inferior más grande que la longitud del ojo; cabeza en vista dorsal ensanchada detrás de los ojos; suturas mesoprescudales distinguibles detrás; lanceta de la hembra larga y delgada) *Enjijus*
 - Clípeo trunco 9
- 9(8) Clípeo al menos tan largo como ancho (Figura 17.54) (ojos grandes, distancia interocular inferior más corta que la longitud el ojo; cabeza en vista dorsal fuertemente estrecha detrás de los ojos; antena mas corta que el ancho de la cabeza) *Quetutus*
 - Clípeo usualmente 2 veces más ancho que largo (Figura 17.55) 10



Figura 17.47

Figura 17.48

Figura 17.49

Figura 17.51

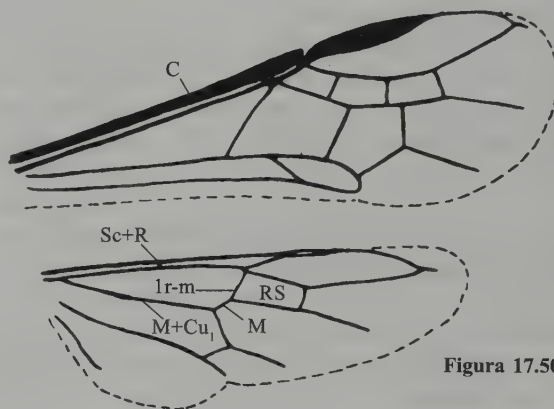


Figura 17.50



Figura 17.52



Figura 17.53

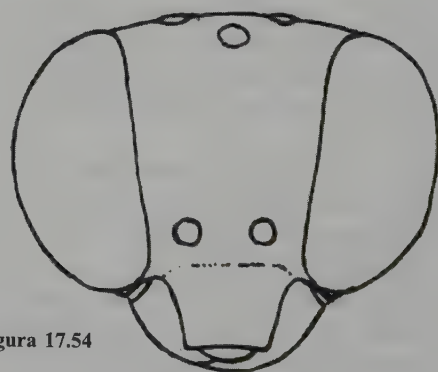


Figura 17.54

10(9) Pedicelo usualmente 1.5 a 3 veces más largo que ancho o máximo tan largo como el 1er segmento flagelar (Figura 17.56); antena más larga que el ancho de la cabeza; flagelo usualmente tan ancho como el escapo y el pedicelo y uniformemente ancho en toda su extensión; algunas veces ligeramente acrecentado hacia el ápice; ojos grandes, distancia interocular inferior mas corta que la longitud del ojo; cabeza en vista dorsal claramente estrecha detrás de los ojos; espinas tibiales más largas que el ancho de la tibia en el ápice *Anathulea*

- Pedicelo globular, casi tan largo como ancho (si ligeramente más largo que ancho, la longitud de la antena más corta que el ancho de la cabeza); antena usualmente más corta que el ancho de la cabeza; anchura del flagelo usualmente menos de la mitad del ancho del escapo y el pedicelo, y flagelo algunas veces ahusado hacia el ápice y no engrosado (Figura 17.57); ojos grandes o pequeños con distancia interocular variable, cabeza variable en vista dorsal; espinas tibiales usualmente mas cortas o subiguales al ancho de la tibia en el ápice **11**

11(10) Ojos pequeños, distancia interocular inferior mas grande que la longitud del ojo (Figura 17.58); cabeza en vista dorsal larga y ancha detrás de los ojos (Figura 17.59); mandíbulas agudamente dobladas en el ápice (Figura 17.58); márgenes del mesoscudelo con un reborde notorio *Tequius*

- Ojos grandes, distancia interocular inferior mas corta o subigual que la longitud del ojo (Figura 17.55); cabeza en vista dorsal con ojos usualmente muy cercanos a la margen posterior de la cabeza y cabeza fuertemente estrecha detrás de los ojos (Figura 17.60); mandíbulas no agudamente dobladas en los ápices; márgenes del mesoscudelo carenadas *Acordulecera*



Figura 17.56

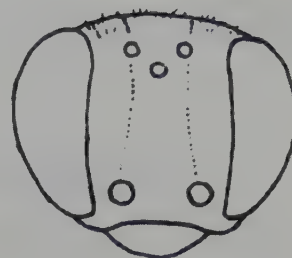


Figura 17.55



Figura 17.57

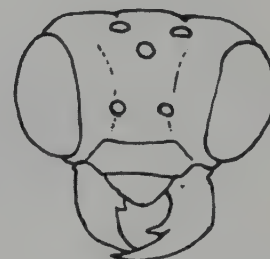


Figura 17.58

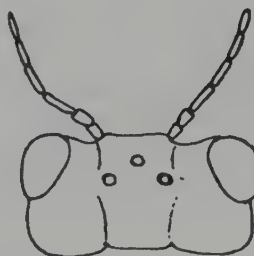


Figura 17.59

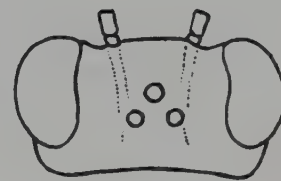


Figura 17.60

CAPÍTULO 18

Familia Tenthredinidae

D. R. Smith

Diagnosis

Avispas corpulentas o alargadas, que fluctúan en longitud desde 3.0 hasta 14.0 mm; color variado, comúnmente negro con marcas rojas, amarillo o naranja con marcas negras, hasta enteramente amarillo o naranja; alas negras, hialinas, o parcialmente amarillas. Antena con 9 segmentos, pocas veces 10 u 11 segmentos (conocido solamente en dos o tres especies neotropicales). Ala anterior con celda anal, completa o peciolada con parte basal de la vena 2A+3A ausente; vena 2r presente o ausente. Ala posterior con celda anal usualmente presente (ausente en solamente unos pocos casos); celdas submarginal y discoidal presentes o ausentes. Apéndice mesoscutelar presente. Metapleura fusionada con



Figura 18.1

el primer tergo abdominal. Tibias sin espinas preapicales; tibia anterior usualmente con dos espinas apicales, la espina interna casi tan larga como la mitad de la espina externa. Vaina del ovipositor de la hembra dividida en dos escleritos. Genitalia del macho estrofándrica (rotada 180°). Habitus en la Figura 18.1 (Neártico).

Filogenia

De acuerdo con Schulmeister (2003c), la monofilia de Tenthredinidae + Diprionidae + Cimbicidae se apoya en dos sinapomorfias, la presencia de denticulos sobre las plántulas y una inflexión del noveno esterno del macho. Esta autora propone los Diprionidae + Cimbicidae como el grupo hermano de los Tenthredinidae y postula 4 autapomorfias soportando la monofilia de los Tenthredinidae. Las relaciones filogenéticas dentro de los Tenthredinidae no están bien resueltas y necesitan estudios más profundos.

Taxonomía

Esta es la familia más grande de avispas sierra con un estimado de 4.000 especies alrededor del mundo. En el

Neotrópico, la familia es comparable en tamaño con Argidae y Pergidae. La concepción tradicional de siete subfamilias, básicamente se sigue aquí como en Ross (1937), Smith (1979b) y Goulet (1992). Las subfamilias son Selandriinae (incluyendo las subfamilias previamente reconocidas como Dolerinae), Susaninae, Nematinae, Heterarthrinae, Blennocampinae, Allantinae y Tenthredininae. Selandriinae, Nematinae, Heterarthrinae, Blennocampinae y Allantinae se encuentran en la Región Neotropical. Susaninae se conoce solamente en el oeste de los Estados Unidos (Smith 1969a), y Tenthredininae es holártica con algunas especies extendiéndose hasta el norte de México (Smith 2003a). Ross (1937), Smith (1969a,b; 1971a, 1979a) y Goulet (1992) proporcionan claves para los géneros de la fauna neártica.

Los Selandriinae son la subfamilia más grande en el Neotrópico, con un estimado de 150 especies descritas en 15 géneros; sin embargo, hay una cantidad igual o mayor de especies sin describir. Malaise (1954) proporcione clave

para los géneros neotropicales, los cuales incluye en su clave mundial (Malaise 1963). Esta clave está desactualizada; cambios sin publicar se incluyen en la siguiente clave. No hay revisiones de esta subfamilia para el Neotrópico, excepto por el pequeño género *Eriocampidea* (Smith y Lawton 1980). Smith (1969c) revisa la fauna neártica e incluye 27 especies en 11 géneros. Goulet (1986) revisa los Dolerini neárticos, tribu ausente del Neotrópico.

Blennocampinae es la segunda familia más grande, con casi 100 especies descritas en 12 géneros; se calculan cerca de 150 a 200 especies. No existen claves para los géneros neotropicales. La mayoría de las especies pertenecen al gran género *Waldheimia*, tratado por Malaise (1949), aunque hay muchas más especies. Smith (1973a) revisa Lycaotini, y Smith (en Smith *et al.* 2002) describe un nuevo *Periclista* de Chile y Argentina. Smith (1969b) revisa la fauna neártica e incluye 72 especies en 21 géneros.

Smith (2003a, b) revisa Allantinae, Heterarthrinae y Nematinae para América al sur de los Estados Unidos. Allantinae incluyen 40 especies en 6 géneros, Heterarthrinae 8 especies en 3 géneros y Nematinae 17 especies en 6 géneros. Algunos algunos taxones son, sin embargo, extensiones hacia el sur, de géneros más norteños o especies que entran en el norte de México. Smith revisa los Allantinae neárticos (1979a) incluyendo 65 especies en 13 géneros, y los Heterarthrinae neárticos (1971a) incluyendo 37 especies en 12 géneros. Smith (1976b) proporciona una clave para los Fenusini del mundo. No existe ningún trabajo general sobre los Nematinae neárticos. Este es un grupo dominante de avispas sierra en las regiones ártica y subártica del Hemisferio Norte y el número de especies decrece notoriamente hacia el sur Smith (1983). Solamente un género, *Pristiphora*, es nativo para el Neotrópico (Wong y Benson 1965; Wong 1976; Smith 2003a). Una especie, *Nematus oligospilus*, ha sido introducida en Argentina y Chile (Koch y Smith 2000).

Biología

La mayoría de las larvas son comedoras externas de hojas, pero muchas son minadoras externas de hojas, formadoras de hojas, o barrenadores de brotes. La información sobre la fauna neotropical indica que por lo general son comedores externos de hojas y unos pocos son minadores de hojas. Los estudios y las asociaciones con hospederos se limitan a pocas especies económicamente importantes y algunas especies introducidas (Kimsey y Smith 1985, Ovruski y Smith 1993, Smith y Janzen 2003b).

Las plantas alimenticias incluyen *Salix* y *Populus* para la especie introducida *Nematus oligospilus*; *Pyrus* y *Prunus* para la especie introducida *Caliroa cerasi*; *Nothofagus* para

el minador foliar *Notofenusa*, que además se alimenta externamente en *Periclista*; *Rumex* y *Polygonum* para *Ametastegia* introducido; *Rubus* para *Priophorus* introducido; *Hamelia* para *Waldheimia*; *Erythrina*, *Psidium* y *Conostegia* para *Metapedias*; un musgo, *Entodontopsis*, para *Adiaclema*; *Prunus* para el enrollador de hojas *Pristiphora*; *Acaena* para *Ucona*; *Cissus* para dos especies de *Waldheimia*; y *Pteridium* para *Eriocampidea*. Muchos Selandriinae neárticos comen sobre helechos, y estos son posibles plantas alimenticias para la muchos Selandriinae neotropicales.

Los comedores externos de hojas se alimentan solos o en grupo, sobre los bordes de las hojas o en la superficie inferior de las mismas, esqueletizándolas. Las larvas maduras usualmente caen al suelo donde tejen un capullo en la hojarasca o hacen celdas enterradas en el suelo. Algunas especies pueden penetrar en madera suave o tallos de otras plantas, para formar una celda pupal. Los únicos minadores de hojas son *Notofenusa* de Chile y Argentina (Smith 2003a). La larva de *Pristiphora auricauda* en Costa Rica hace una hoja enrollada sobre *Prunus* (Smith y Janzen 2003b). No existen registros de cuidado maternal o comportamiento larval inusual en los Tenthredinidae como se registra para los Argidae y los Pergidae.

Notas sobre especies introducidas incluyen Camacho (1917) e Izquierdo (1921) sobre *Caliroa cerasi*, una plaga de la pera en Argentina y Chile; Gonzáles *et al.* (1986) y Koch y Smith (2000) y muchas referencias allí contenidas sobre *Nematus oligospilus* (en gran parte de la literatura como *N. desantisi* Smith 1983) en Argentina y Chile; y Carrillo *et al.* (1990) sobre *Ametastegia glabrata* en Chile. Otros estudios incluyen Pyenson (1940) sobre un *Metapedias* comiendo sobre *Psidium* y Janvier sobre *Ucona acaenae* (como *Antholcus varinervus*) el cual fue introducido en Nueva Zelanda en la década de 1930 para ayudar en el control de *Acaena*.

Los Tenthredinidae están generalmente distribuidos a través el Neotrópico, aunque ninguno se registra de las Indias Occidentales (excepto Trinidad). Los Selandriinae, Blennocampinae y Allantinae están ampliamente distribuidos, pero en zonas templadas de Chile y Argentina no hay Selandriinae y solamente algunos Blennocampinae y Allantinae (Smith 1974a). Los Heterarthrinae están solamente en el sur de Brasil hasta Tierra del Fuego (Smith 1973b), y los Nematinae se encuentran desde México hasta Brasil. Distribuciones bipolares suceden en dos grupos, *Periclista* distribuido desde Canadá hasta Costa Rica y en zonas templadas de Chile y Argentina, sin representantes entre ellos (Smith *et al.* 2003). Los Fenusini están representados por *Notofenusa* en Chile y Argentina templados, y es muy cercano, si no congénico, con *Profenusa* neárticos. Estos taxones son diferentes de la fauna de pérgidos del sur de Sudamérica, los cuales tiene afinidades con la fauna australiana.

Clave para las subfamilias neotropicales de Tenthredinidae

- 1 Ala anterior con la celda anal completa, con o sin una vena anal transversa (Figuras 18.2, 18.4A,B, 18.5) 2
- Ala anterior con celda anal presente sólo distalmente, vena 2A+3A atrofiada basalmente o con vena 2A+3A completa y fusionada con 1A en el centro (Figuras 18.6 a 18.8) 4
- 2(1) Ala anterior con vena anal transversa usualmente ausente (Figura 18.2), pero presente en unas pocas especies; margen anterior del mesepisterno con epicnemio (Figuras 18.29, 18.30); amplia distribución **Selandriinae**
- Ala anterior con vena anal transversa presente (Figuras 18.4A,B, 18.5); margen anterior del mesepisterno sin epicnemio 3
- 3(2) Ala anterior con venas M y 1m-cu paralelas (Figura 18.4B); ampliamente distribuido **Allantinae**
- Ala anterior con venas M y 1m-cu divergentes (Figura 18.4A) (Caliroini); una especie introducida en Chile y

Argentina **Heterarthrinae** (en parte)

- 4(1) Ala anterior (Figura 18.6) con venas M y 1m-cu paralelas; vena 2r presente; vena M uniéndose a Sc+R muy cerca del punto donde Rs+M se reúne con Sc+R, así la esquina de la primera celda discoidal es bastante notoria; amplia distribución **Blennocampinae**
- Ala anterior (Figuras 18.7, 18.8) con venas M y 1m-cu claramente divergentes posteriormente; vena 2r presente o ausente; vena M reuniéndose con Sc+R lejos y basal con respecto al punto donde Rs+M se reúnen con Sc+R, así la esquina anterior de la primera celda discal con trunco redondeado 5
- 5(4) Ala anterior con vena transversa 2r presente (Figura 18.7); sur de Brasil, Argentina, Chile **Heterarthrinae** (en parte)
- Ala anterior con vena transversa 2r ausente (Figura 18.8); México a Colombia, Venezuela; sur de Brasil ... **Nematinae**

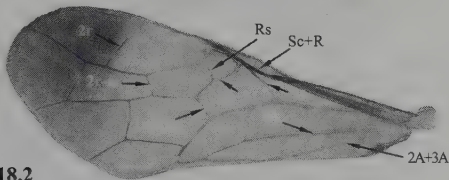


Figura 18.2

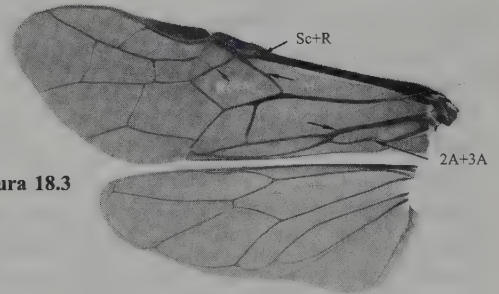


Figura 18.3

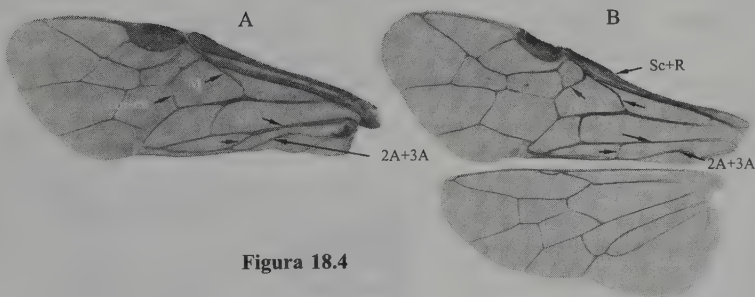


Figura 18.4

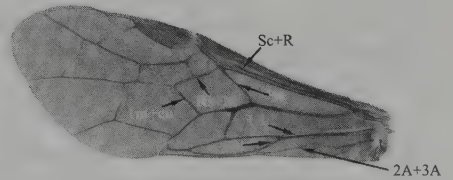


Figura 18.5

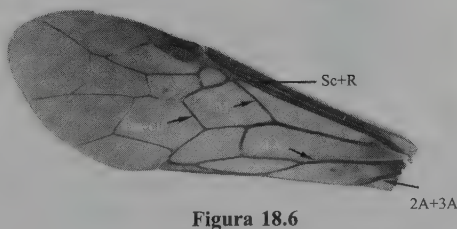


Figura 18.6

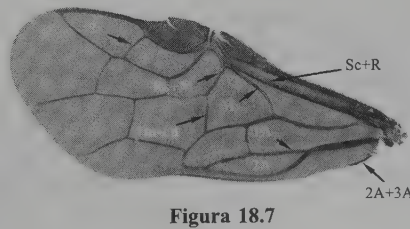


Figura 18.7

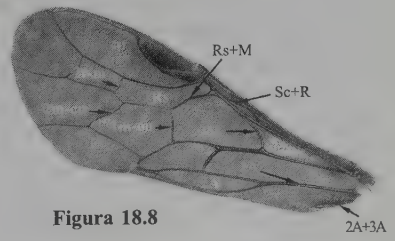


Figura 18.8

Clave para los géneros neotropicales de Allantinae

- 1 Uñas tarsales trifidas, sin lóbulo basal (Figura 18.9A); ala anterior con vena 2r recta, estigma largo y estrecho, fasciado, oscura y enfuscada en la base y ápice con una banda hialina contrastante en el centro (Figura 18.10); Brasil Perú, Bolivia hasta el norte de Argentina

Acidiophora

- Uñas tarsales bifidas (Figura 18.9B,C, 18.15A), con o sin lóbulo basal (trifidas solamente en tres especies de *Probleta*); ala anterior con vena 2r curvada, estigma corto, ancho (Figura 18.11); alas no fasciada como arriba, pero puede ser amarillenta con ápice negro

2

- 2(1) Carena genal presente; espacio malar tan ancho o más ancho que el diámetro del ocelo frontal; clípeo con marginación superficial en forma de V (Figuras 18.12A, 18.12B)

3

- Carena genal ausente; espacio malar lineal o mas estrecho que el diámetro del ocelo frontal; clípeo con marginación superficial, en forma de V en *Antholcus* o circular, algunas veces profunda, en *Probleta* (Figura 18.16)

4

- 3(2) Vena anal transversa del ala anterior cercanamente perpendicular, en un ángulo de $60\frac{1}{2}$ - $70\frac{1}{2}$ (Figura 18.11); uñas tarsales con lóbulo basal (Figura 18.9C); abdomen sin manchas blancas pareadas sobre tres o más tergos basales; sur de Canadá hasta Costa Rica

Ametastegia

- Vena anal transversa del ala anterior oblicua, formando un ángulo de $45\frac{1}{2}$ en relación con las venas anales; uñas tarsales sin lóbulo basal (Figura 18.9B); abdomen negro, usualmente con manchas blancuzcas pareadas evidentes sobre tres o más tergos basales (Figura 18.13); sur de Canadá hasta México Central

Empria

- 4(2) Primeros 4 segmentos antenales apicales no reducidos, segmentos más allá del tercero decreciendo gradualmente en longitud y sin áreas ventrales membranosas; espacio malar estrecho pero distinguible; pulvínulos sobre los segmentos tarsales posteriores 1-4; mandíbulas simétricas, cada una bidentada; Chile, sur de Argentina ...

Antholcus

- Primeros 4 segmentos apicales antenales reducidos, todos sólo ligeramente más largos que el tercer segmento (Figura 18.14) y 4 segmentos apicales con áreas ventrales membranosas; espacio malar lineal; pulvínulos sobre los segmentos tarsales posteriores 3 y 4; mandíbulas asimétricas, mandíbula izquierda con dos dientes internos, mandíbula derecha con un diente interno; sur de México a sur de Brasil y Bolivia

Probleta

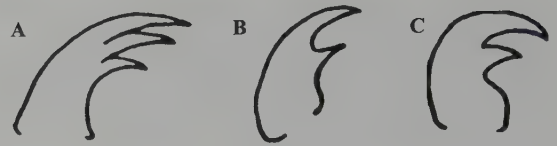


Figura 18.9

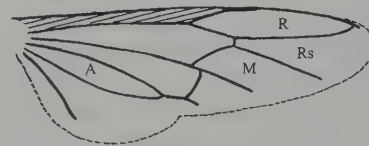
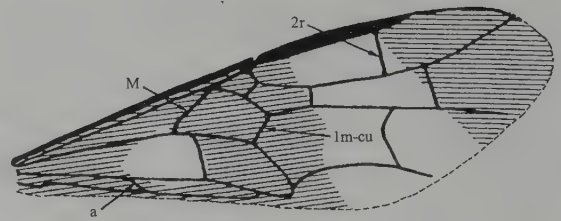


Figura 18.10

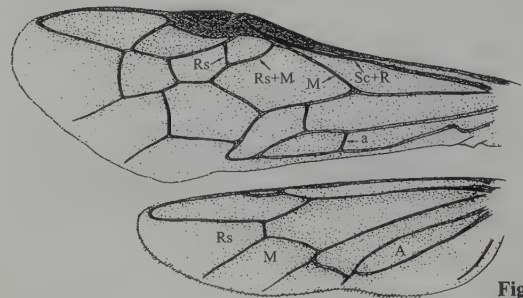


Figura 18.11



Figura 18.14



Figura 18.12a



Figura 18.12b

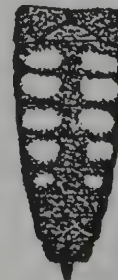


Figura 18.13

Clave para los géneros neotropicales de Blennocampinae

- 1 Ala anterior con vena 2A+3A completa, fusionada en el centro con 1A o separada de 1A por una vena muy corta transversa (Figura 18.3) o muñón de 2A+3A curvo hacia arriba y reuniéndose con 1A para formar una celda anal basal pequeña 2
- Ala anterior con vena 2A+3A presente como un corto tocón, recto o curvo hacia arriba en su ápice, pero no unido a 1A (Figuras 18.6, 18.18) 4

- 2(1) Vena 2A+3A del ala anterior curva hacia arriba y reuniéndose con 1A en la base para formar una pequeña celda basal anal; ojos grandes convergiendo abajo, distancia interocular inferior, menor que la longitud del ojo; celda discoidal del ala posterior ausente (uñas tarsales bifidas, con lóbulo basal, Figura 18.17C); Brasil *Metaneura*

- Vena 2A+3A completa, fusionada con 1A en el centro o separada por una vena transversa muy corta (Figura 18.3); ojos pequeños, no o sólo ligeramente convergiendo abajo, distancia interocular mas grande que la longitud del ojo; celda discoidal del ala posterior presente 3

- 3(2) Cabeza, tórax, y patas cubiertas con numerosos pelos erectos los cuales son mucho mas largos que el primer segmento antenal; cabeza desde arriba alargada detrás de los ojos, con área postocelar mas larga que ancha (uñas tarsales trifidas, sin lóbulo basal, Figura 18.17A; clipeo casi 2.5 veces más ancho que largo, con marginación central pequeña; labro redondeado casi 2 veces más ancho que largo); Chile, Argentina, sudeste de Brasil ... *Trichotaxonus*
- Cabeza, tórax, y patas con pelos muy cortos, mucho más cortos que el primer segmento antenal y no tan obvios; cabeza desde arriba estrecha detrás de los ojos, con área postocelar más ancha que larga; Andes de Perú, Bolivia..... *Synaptoneura*

- 4(1) Epicnemio presente, como un hombro, con la margen elevada separada del mesepisterno por un surco; Brasil *Bensoniana*
- Epicnemio ausente 5

- 5(4) Ala anterior con tocón basal de la vena 2A+3A recta en el ápice (Figura 18.6) 6
- Ala anterior con tocón basal de la vena 2A+3A curvo hacia arriba en el ápice (Figura 18.18) 8

- 6(5) Una tarsal bifida o trifida, sin lóbulo basal (Figura 18.17A) (macho con antena serrada, Figura 18.20, en hembra filiforme, Figura 18.21); sudoeste Estados Unidos; México *Ceratululus*

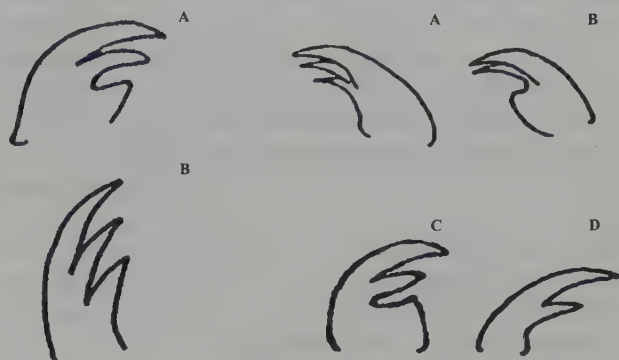


Figura 18.15

Figura 18.17



Figura 18.16

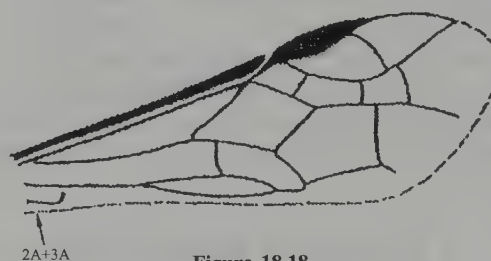


Figura 18.18

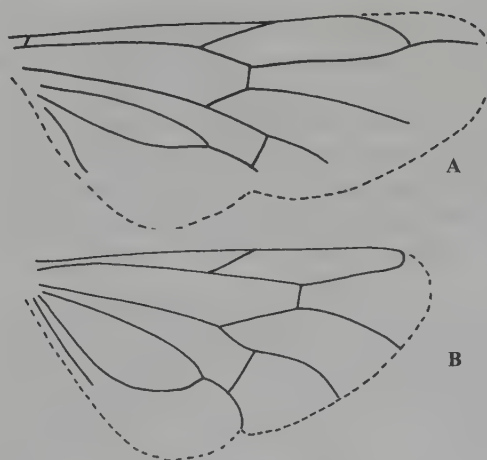


Figura 18.19

- Uña tarsal con lóbulo basal (Figura 18.17C) 7

7(6) Celda radial del ala posterior corta, su ápice alejado del ápice del ala y con vena larga accesoria (Figura 18.19A) *Metapedias*

- Celda radial del ala posterior con su ápice cerca del ápice del ala y sin vena accesoria corta (Figura 18.19B); sudoeste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina *Waldheimia*

8(5) Todas las uñas trífidas, sin lóbulo basal (Figura 18.17A); Brasil *Meliniola*

- Todas las uñas tarsales bifidas, con o sin lóbulo basal, o solamente uña posterior trífida (Figuras 18.17B,C,D) ... 9

9(8) Uña posterior trífida en el macho solamente, uñas anteriores y medias bifidas (Figura 18.17C) *Condeia* (en parte)

- Todas las uñas tarsales bifidas (Figuras 18.17B,C) 10

10(9) Antena con 3er y 4to segmentos subiguales en longitud; Chile *Ucona*

- Antena con 3er segmento distinguiblemente más largo que el 4to segmento 11

11(10) Antena con 1er y 2do segmentos cada uno más largo que ancho; uñas tarsales con lóbulo basal agudo; macho sin vena periférica en el ala posterior; Brasil *Condeia* (en parte)

- Antena con 1er y 2do segmentos cada uno más ancho que largo; uñas tarsales con lóbulo basal redondeado; macho con vena periférica en el ala posterior, como en la Figura 18.3; Canadá a Costa Rica; Chile, Argentina *Periclista*



Figura 18.20



Figura 18.21

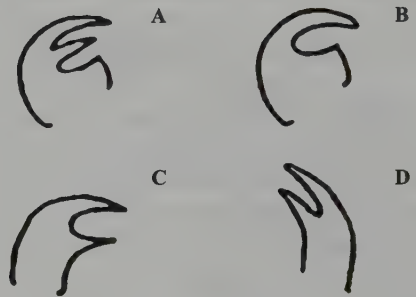


Figura 18.22

Clave para los géneros neotropicales de Heterarthrinae

1 Vena 2A+3A del ala anterior completa, separada de 1A por una vena transversa oblicua (a) (Caliroini), Figura 18.4B (*Caliroa cerasi*, introducido en Argentina, Chile) ... *Caliroa*

- Vena 2A+3A del ala anterior atrofiada (Figura 18.7), presente solamente como un tocón basal que puede ser recto o curvado hacia arriba reuniéndose con 1A hasta formar una celda anal basal pequeña, celda anal del ala anterior consecuentemente peciolada (Fenusini) 2

2(1) Uñas tarsales con dos dientes y un lóbulo basal agudo (Figura 18.22A); tocón de la vena 2A+3A del ala anterior curva hacia arriba y reuniéndose con 1A para formar una celda anal basal pequeña; antena con los 6 segmentos apicales tan anchos o más anchos que largos, Figura 18.41; sudeste de Brasil, norte de Argentina *Brasinusa*

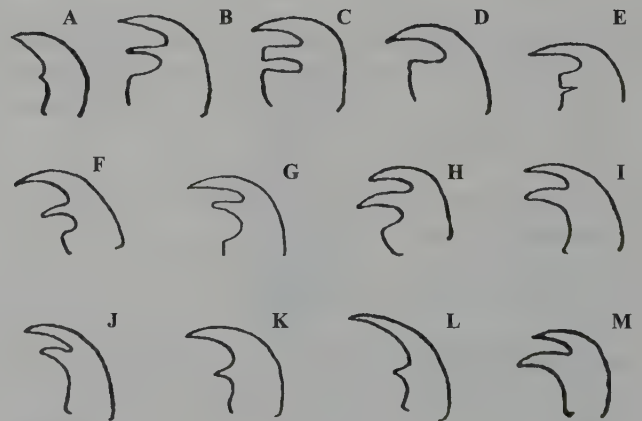


Figura 18.23

- Uñas tarsal con un diente y un lóbulo basal agudo (Figura 18.22B); tocón de la vena 1A+3A del ala anterior recto;

antena con los últimos seis segmentos más largos que anchos, Figura 18.23B. Chile, Argentina *Notofenusa*

Clave para los géneros neotropicales de Nematinae

- 1 Clípeo trunco (Figura 18.24A); vaina de la hembra con mitades laterales expandidas, ápice cóncavo desde arriba (Figura 18.25A) y en vista posterior; diente interno de la uña tarsal pequeño, localizado cerca del centro de la uña y mucho más corto que el diente externo o casi tan largo como el diente externo, Figura 18.22C; Canadá a Colombia, Venezuela, Brasil *Pristiphora*
- Clípeo con marginación central semicircular (Figura 18.24B); vaina de la hembra delgada en el ápice, mitades laterales no expandidas (Figura 18.25B); dientes internos de las uñas tarsales largos, casi tan largos como el diente externo, Figura 18.22D (*Nematus oligospilus*, introducido en Argentina, Chile) *Nematus*

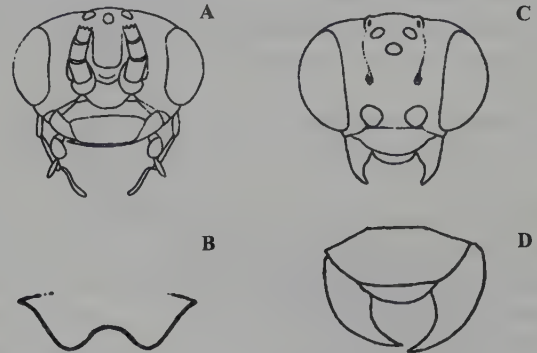


Figura 18.24

Clave para los géneros neotropicales de Selandriinae

- 1 Vena anal transversa presente en el ala anterior (Figura 18.4B) 2
- Vena anal transversa ausente en el ala anterior (Figura 18.2) 4
- 2(1) Uña tarsal simple o con un diminuto diente interno, sin lóbulo basal (Figura 18.23A); carena genal extendida casi hasta la mitad del ojo; sudoeste de los Estados Unidos hasta el sur de México *Eriocampidea*
- Uña tarsal con diente interno largo y lóbulo basal agudo (Figuras 18.23B,C); carena genal distinguible hasta la parte superior del ojo 3
- 3(2) Epicnemio elevado, separado del mesepisterno por un surco; mayormente amarillo hasta naranja con alas hialinas; México, Centroamérica *Stromboceridea* (en parte)
- Epicnemio plano, sobre el mismo nivel del mesepisterno y separado por una sutura; especies negras con alas naranja; México *Rohwerina*
- 4(1) Mandíbulas simples, sin diente sub-basal (Figuras 18.24C, D); uñas tarsales con diente interno largo, sin lóbulo basal, Figura 18.23I; México hasta el norte de Argentina *Adiaclema*
- Mandíbulas con uno o mas dientes sub-basales 5
- 5(4) Uñas tarsales con lóbulo sub-basal, redondeado o

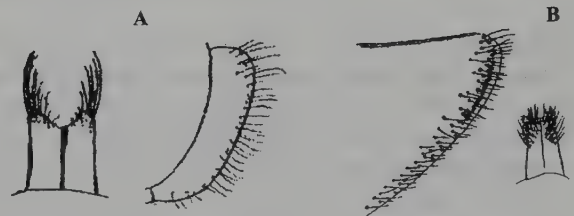


Figura 18.25

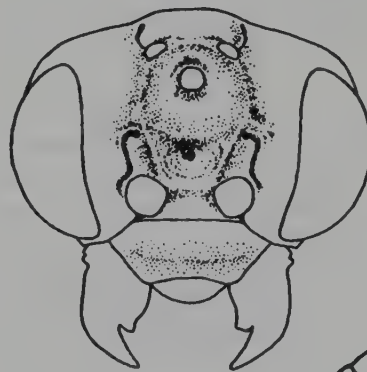


Figura 18.26



Figura 18.27

agudo, algunas veces difícil de ver en la base de la uña; diente interno de la uña tarsal usualmente largo, normalmente más de la mitad de la longitud del diente externo (Figuras 18.23B-H) 6

- Uñas tarsales sin lóbulo basal, ocasionalmente una proyección indistinguible, pequeña, en la base de la uña, pero, si la hay, diente interno de la uña diminuto y localizado cerca del centro o la base de la uña y menos de la mitad de la longitud del diente externo (Figuras 18.23I-M) 13

6(5) Carena genal presente 7

- Carena genal ausente 8

7(6) Clípeo trunco, plano, sin cresta elevada; mandíbulas uniformemente curvas, como en las Figuras 18.34, 18.38; (pequeñas, engrosadas, mayormente negras con patas amarillas); Canadá a Colombia *Aneugmenus*

- Clípeo con marginación central, circular, comúnmente con una cresta transversa elevada (como en las Figuras 18.26 a 18.28), mandíbulas por lo general agudamente dobladas, casi en ángulo recto (Figuras 18.27, 18.28); sudoeste de los Estados Unidos a través de Centroamérica y los Andes hasta el norte de Argentina *Stromboceridea* (en parte)

8(6) Mandíbulas agudamente dobladas, casi en ángulo recto (Figura 18.28); clípeo usualmente con cresta transversa elevada, convexo en perfil, Figura 18.28 (epicnemio por lo general ligeramente elevado encima del nivel del mesepisterno, algunas veces plano); Centroamérica hasta el norte de Argentina *Plaumanniana*

- Mandíbulas uniformemente curvas (Figuras 18.26, 18.38), si aparecen ligeramente dobladas, entonces el epicnemio es triangular y se localiza sobre la mitad superior del mesepisterno (como en la Figura 18.30); clípeo plano, sin cresta 9

9(8) Epicnemio como hombro, estrecho, elevado encima del nivel del mesepisterno y separado del mesepisterno por un surco; clípeo comúnmente marginado; sudoeste de los Estados Unidos a través de Centroamérica y los Andes hasta el norte de Argentina *Stromboceridea* (en parte)

- Epicnemio plano, más ancho y más en forma de triángulo, sobre el mismo nivel del mesepisterno y separado de este por una sutura 10

10(9) Espacio malar ancho, casi igual al diámetro del ocelo frontal, como en la Figura 18.39; epicnemio triangular, Figura 18.30; Ecuador *Neoanapeptamena*

- Espacio malar linear a ausente (Figuras 18.34, 18.35, 18.38) 11

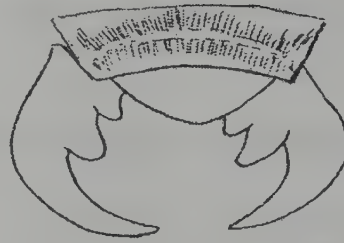


Figura 18.28

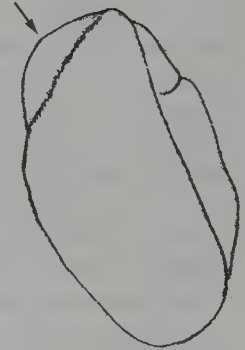


Figura 18.29



Figura 18.30

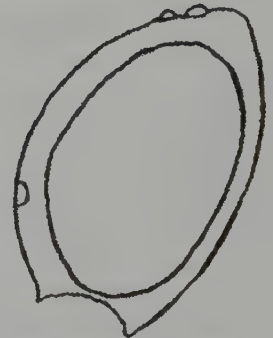


Figura 18.31



Figura 18.32

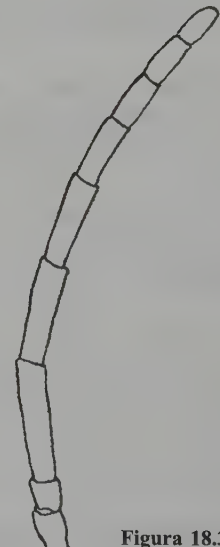


Figura 18.33

11(10) Epicnemio en forma de triángulo equilátero, situado sobre la mitad superior del mesepisterno, con margen inferior perpendicular a la margen anterior del mesepisterno (Figura 18.30); mandíbula ligeramente doblada (Figura 18.34); Centroamérica hasta norte de Argentina

..... *Dochmioglene* (en parte)

- Epicnemio en forma de triángulo alargado, cubriendo la mayor parte del borde anterior del mesepisterno, con margen inferior en ángulo agudo con respecto a la margen anterior del mesepisterno (Figura 18.29); mandíbulas cortas, uniformemente curvas, como en la Figura 18.26 ... **12**

12(11) Segundo segmento antenal más largo que ancho; ojos grandes, en vista lateral, cerca de y paralelos con la margen posterior de la cabeza (Figura 18.31); México al norte de Sudamérica

Inea

- Segundo segmento antenal tan largo como ancho (Figura 18.33); en vista lateral, ojos no paralelos con la margen posterior de la cabeza, alejados de la margen dorsalmente (Figura 18.32); sudeste de los Estados Unidos hasta Costa Rica

Eustromboceros (en parte)

13(5) Epicnemio en forma de triángulo equilátero, localizado sobre la porción superior del mesepisterno y con la margen inferior casi perpendicular a la margen anterior del mesepisterno (Figura 18.30)

14

- Epicnemio alargado, cubriendo la mayor parte de la margen anterior del mesepisterno (Figura 18.29)

16

14(13) Espacio malar ancho, casi igual al diámetro del ocelo frontal, como en la Figura 18.39; diente interno de la uña tarsal casi tan largo como el externo (Figura 18.123I); Perú

Brulleana

- Espacio malar lineal a ausente, como en las Figuras 18.34, 18.38, 18.40; diente interno de la uña tarsal pequeña, localizado cerca del centro o la base de la uña (como en las Figura 18.23K, L)

15

15(14) Mandíbula agudamente doblada, casi en ángulo recto (Figuras 18.27, 18.28); especies grandes, usualmente más de 6 mm de largo; diente interno de la uña tarsal usualmente casi la mitad tan largo como el diente externo (Figura 18.23J); Centroamérica hasta el norte de Argentina

..... *Dochmioglene* (en parte)

- Mandíbula corta, uniformemente curva (Figura 18.38); especies pequeñas, usualmente menos de 6 mm de largo; diente interno de la uña tarsal normalmente pequeño y localizado cerca de la base de la uña (Figura 18.23L); México hasta norte de Argentina

Proselandria

16(13) Uña tarsal con diente externo largo y curvo, diente interno pequeño y localizado cerca del centro o base de la uña (Figura 18.23K)

17

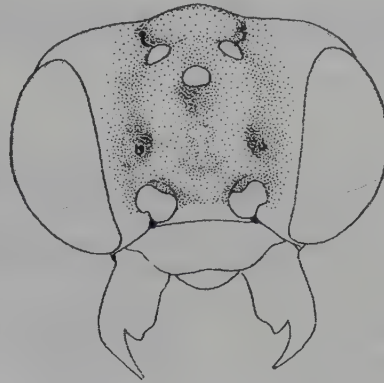


Figura 18.34

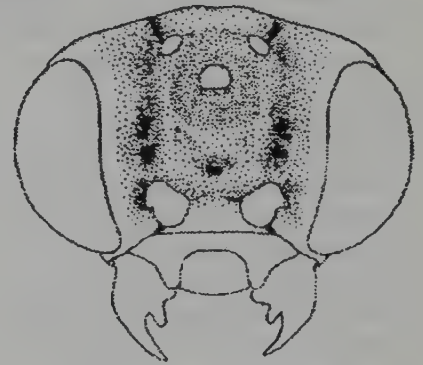


Figura 18.35



Figura 18.36



Figura 18.37

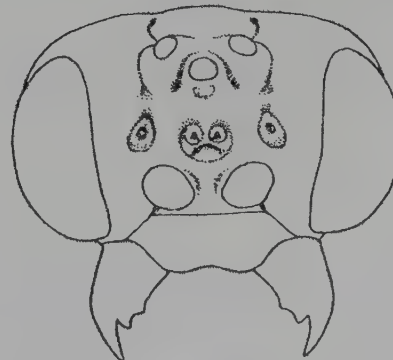


Figura 18.38

- Uña tarsal con diente externo no curvo, o más suavemente curvo, longitud del diente interno la mitad o mas del diente externo y localizado cerca del ápice de la uña (Figuras 18.23I, J) 18

17(16) Diente interno de las mandíbulas localizado cerca del centro o base de las mandíbulas (Figura 18.37); segundo segmento antenal mas largo que ancho; los cuatro segmentos antenales apicales reducidos en longitud en comparación con los segmentos 3-5; Centroamérica hasta Bolivia, sur del Brasil *Bolivius*

- Diente interno de las mandíbulas localizado mas cerca del ápice de las mandíbulas que de la base (Figura 18.38); segundo segmento antenal casi tan largo como ancho; segmentos del flagelo decreciendo gradualmente en longitud; Colombia, Venezuela hasta el norte de Argentina ... *Andeana* (en parte)

18(16) Clípeo con marginación central, profunda, circular, con lóbulos laterales redondeados (Figuras 18.35, 18.36); mandíbulas agudamente dobladas casi en ángulo recto; diente interno de las uñas tarsales usualmente mas largo que el diente externo, figura 18.23M; sudeste de Brasil, noreste de Argentina *Arcoclypea*

- Clípeo trunco, algunas veces superficialmente cortado, pero la marginación es ancha y lóbulos laterales son agudos, como en las Figuras 18.34, 18.38, 18.40 19

19(18) Espacio malar ancho, tanto o más ancho que el diámetro del ocelo frontal, como en la Figura 18.39 20

- Espacio malar menos de la mitad del diámetro del ocelo frontal o de lineal a ausente, como en las Figuras 18.34,

18.38, 18.40 21

20(19) Ojos pequeños, distancia interocular inferior mas grande que la longitud del ojo (Figura 18.39); diente interno de la uña tarsal más corto que el diente externo; segundo segmento antenal tan largo como ancho (macho usualmente con vena periférica en el ala posterior); Ecuador *Tioloma*

- Ojos más grandes, distancia inferior interocular, igual o menor que la longitud del ojo, como en las Figuras 18.34, 18.38; diente interno de las uñas tarsales subigual a, o mas largo, que el diente externo (Figuras 18.23H, M; segundo segmento antenal más largo que ancho; Ecuador, Perú..... *Belea*

21(19) Clípeo circularmente marginado, en forma amplia, como en la Figura 18.28, pero más profundo; mandíbulas dobladas en un ángulo casi recto (como en la Figura 18.28); México hasta el norte de Argentina *Liliacina*

- Clípeo trunco (Figuras 18.34, 18.40), si marginado, marginación estrecha y superficial en el centro; mandíbulas sólo curvadas 22

22(21) Diente interno de las uñas tarsales la mitad o menos tan largo como el diente externo (Figura 18.23K); Colombia, Venezuela hasta el norte de Argentina *Andeana* (en parte)

- Diente interno de las uñas tarsales más de la mitad de la longitud del diente externo (Figuras 18.23I, J); sudoeste de los Estados Unidos hasta Costa Rica *Eustromboceros* (en parte)

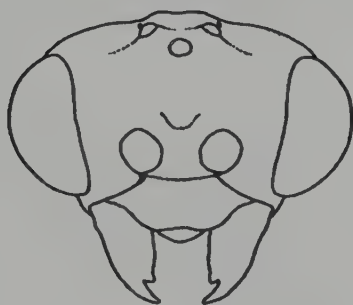


Figura 18.39

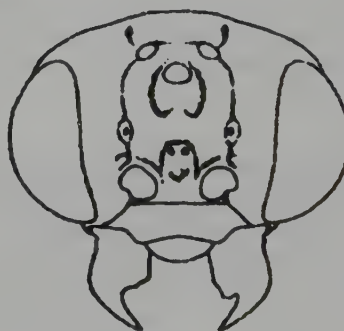


Figura 18.40

CAPÍTULO 19

Superfamilia Pamphilioidea y familia Pamphiliidae

D. R. Smith

Superfamilia Pamphilioidea

Vilhelmsen (2001) propone la Superfamilia Pamphilioidea para las familias Megalodontesidae y Pamphiliidae. Autores anteriores (por ejemplo Goulet y Huber 1993) identifican a este grupo con el nombre Megalodontoidea. Estas avispas son grandes, con la cabeza casi prognata, amplia cerca del clipeo, en especies holárticas. Vilhelmsen (2001) ofrece argumentos para confirmar la monofilia de este taxón, con base en sinapomorfias de la cabeza y el ovipositor.

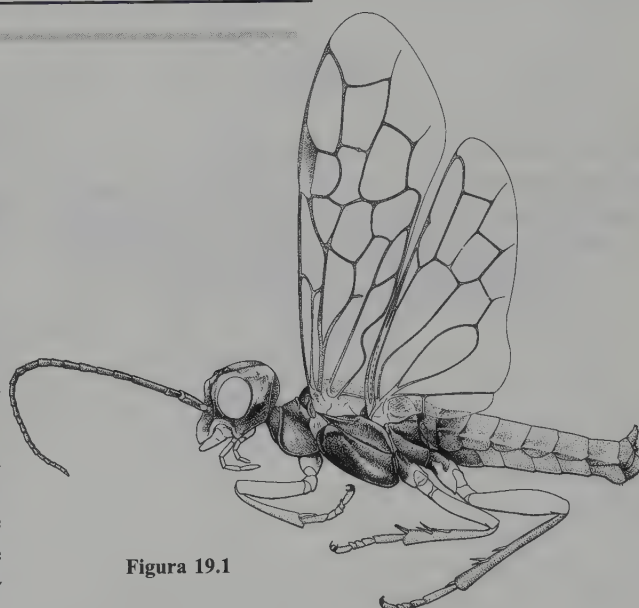


Figura 19.1

Familia Pamphiliidae

Diagnosis

Gruesas, aplanadas dorsoventralmente, 7.0 a 15 mm de longitud; color variado, naranja a pardo rojizo e incluso enteramente negro. Antena con sedas, con 20 a 30 segmentos. Margen posterior del pronoto casi recto. Clipeo girado hacia abajo y fusionado con la postgena en la parte ventral. Mesonoto con prescuto y escutelo distinguible, sin surco transversal en el medio; apéndice mesoescutelar estrecho. Pliegue longitudinal en los tergos abdominales 2 a 5 encima

de los espiráculos. Tibia anterior con 2 espinas apicales y algunas veces con espina preapical; tibia media y posterior con espinas preapicales. Cubierta del ovipositor de la hembra en forma de espada, corta, sin exceder el ápice del abdomen. Genitalia del macho ortándrica (no rota 180°). (Figura 19.1).

Filogenia

Estudios hechos por Schulmeister (2003c) indican que los Pamphilioidea (Pamphiliidae y Megalodontesidae) son monofiléticos y en el mismo clado como Cephoidea, Siricoidea, Xiphydrioidea, Orussoidea y Apocrita.

Taxonomía

Megalodontesidae se conoce del Paleártico e incluye cerca de 60 especies. De la otra familia, Pamphiliidae, se conocen en el mundo cerca de 300 especies en siete géneros y dos subfamilias, Pamphiliinae y Cephalciinae. Middlekauff (1958) propone claves para los géneros norteamericanos y revisa *Acantholyda*, *Cephalcia*, y *Neurotoma*. Este autor también revisa *Pamphilius* (ahora *Pamphilius* y *Onycholyda*; Middlekauff 1964). Casi 75 especies, en total, se registran para Norteamérica. Solamente 3 especies del género *Acantholyda* han sido registradas al sur de México (Smith 1988). Como los *Acantholyda* se asocian con pinos, se espera encontrarlos en el norte de Centroamérica.

Biología

Los Pamphiliidae se conocen como tejedores de red. Las larvas de *Acantholyda*, *Cephalcia* y *Neurotoma* comen y se desarrollan gregariamente en redes de su propia fabricación sobre las plantas de las que se alimentan. Las redes contie-

nen partes de plantas y desechos de insectos. *Acantholyda* presenta asociación en gran medida con *Pinus*, *Cephalcia* con *Picea*, y *Neurotoma* con *Prunus* y *Crataegus*. La mayoría de las larvas de *Pamphilius* y *Onycholyda* se alimentan separadamente en hojas que mantienen enrolladas con seda; las plantas son por lo general árboles de hoja ancha y arbustos tales como *Rubus*, *Populus*, *Rosa*, *Prunus* y *Quercus*. Middlekauff (1964) caracteriza diferentes tipos de hojas enrolladas. Las historias de vida de diferentes especies se encuentran en Middlekauff (1958, 1964) y referencias a estudios biológicos sobre las especies neárticas en Smith (1979b).

Distribución

Los Pamphiliidae son holárticos y están restringidos al Hemisferio Norte. Todos los géneros norteamericanos son holárticos. *Acantholyda* y *Cephalcia* probablemente se encuentran a lo largo de los rangos de las coníferas en el mundo. Los Megalodontesidae son estrictamente paleárticos.

CAPÍTULO 20

Superfamilia Cephoidea y familia Cephidae

D. R. Smith

Superfamilia Cephoidea

Las avispas de este grupo son los himenópteros basales que más se asemejan a los apócritos, por su incipiente «cintura de avispa» (Vilhelmsen 2001). Sin embargo, esta constricción es aparente y esto es lo que separa a este grupo de las verdaderas avispas con constricción. Para Vilhelmsen (2001) Cephoidea es monofilético por varias características únicas en el tórax, coxas y abdomen. Esta superfamilia comprende una sola familia, Cephidae.

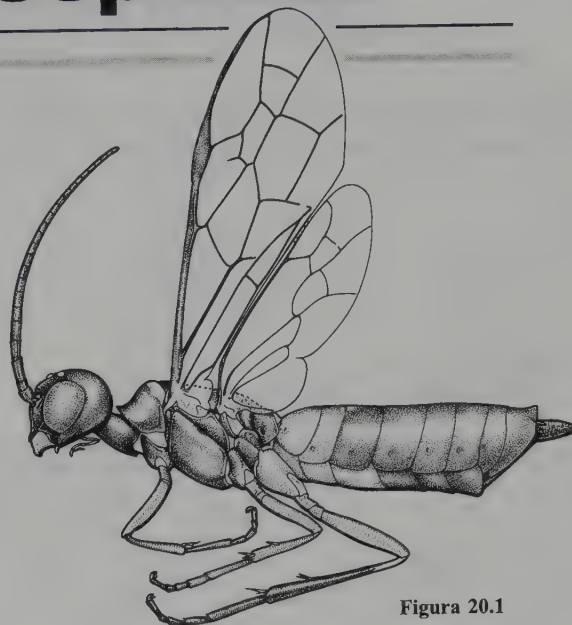


Figura 20.1

Familia Cephidae

Diagnosis

Delgados, como ichneumónidos, avispas sierra alargadas, de entre 8.0 y 12.0 mm en longitud. Color predominantemente negro con bandas amarillas o manchas laterales amarillas sobre el abdomen; alas hialinas a negras. Antena filiforme, con 20 a 30 segmentos, ligeramente subclavada, agrandada hacia el ápice. Ala anterior sin vena transversa 2r; celda anal completa, atravesada por una vena anal transversa; ala posterior con celda anal. Pronoto largo, con margen posterior sinuosa. Cencros ausentes. Primer segmento abdominal claramente hace parte del abdomen más que del tórax; ligera constricción entre el primer y segundo segmento abdominal. Tibias media y posterior con o sin espinas preapicales; tibia anterior con una espina apical. Uña tarsal de *Hartigia* con diente subapical, sin un lóbulo basal. Vaina de la hembra como una espada, extendida

más allá del ápice del abdomen. Genitalia del macho ortándrica (no rotada 180°). (Figura 20.1).

Filogenia

Esta es la única familia en la superfamilia Cephoidea. La ausencia de cencros, ligera constricción entre el primer y segundo segmentos abdominales, y la pérdida de la articulación entre *harpe* y gonostipos de la genitalia del macho soportan la monofilia de la familia (Schulmeister 2003).

Taxonomía

Alrededor del mundo hay cerca de 120 especies en 11 géneros. Se reconocen dos subfamilias, Cephinae con la mayoría de las especies y Athetocephinae con un género de Madagascar. Benson (1946) propone una clasificación mundial.

En el Neártico, se conocen seis géneros y 15 especies. Solamente un género y una especie se encuentran en el Neotrópico, *Hartigia mexicana*, taxon tratado en Smith (1986, 1988). Benson (1946) propone una clave mundial de géneros; Ries (1937) revisa las especies norteamericanas; Middlekauff (1969) publica claves para las especies de California; Smith y Solomon (1989) ofrecen claves para el género norteamericano *Janus*.

Biología

Las larvas barrenan de tallo en césped y ramitas de árboles y otras plantas tales como *Quercus*, *Rosa*, *Rubus*, *Salix* y

Populus. La alimentación larval ocasiona marchitamiento y muerte de los tallos o ramitas apicales de las áreas de alimentación.

Especies que se alimentan en trigo y otros granos cosechados pueden causar daños considerables, tal como *Cephus cinctus* en áreas donde el trigo se desarrolla en Norteamérica. Especies de *Hartigia* son de ocasional importancia en cosechas de bayas. Las plantas alimenticias conocidas para los *Hartigia* neárticos son *Rosa* y *Rubus*.

Los Cephidae son holárticos, excepto por un género en Madagascar, y varios géneros que se extienden hacia el sur hasta Indonesia. *Hartigia* es el único género de Cephidae conocido para el Neotrópico. Se conoce del sur de México y Guatemala.

CAPÍTULO 21

Superfamilia Siricoidea y familia Siricidae

D. R. Smith

Superfamilia Siricoidea

El estudio de Vilhelmsen (2001) considera a Siricoidea *s.l.*, Orussoidea y Apocrita como un grupo monofilético bien apoyado por varios caracteres morfológicos. El concepto de «Siricoidea» ha variado de autor en autor y, en general, se percibe como un ensamblaje no natural (Schulmeister *et al.* 2001). Para Vilhelmsen (2001) la superfamilia se restringe a una sola familia, Siricidae, considerada por este autor como un taxón monofilético.

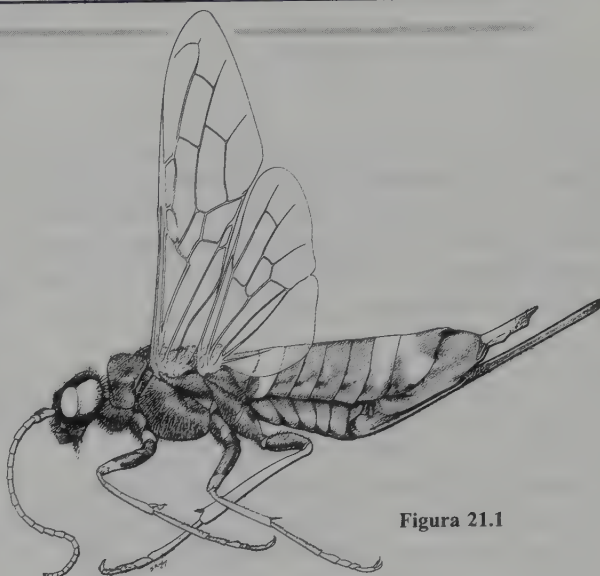


Figura 21.1

Familia Siricidae

Diagnosis

Grandes, alargadas, cilíndricas, desde 15 hasta más de 30 mm de longitud, excluyendo el ovipositor; coloración variada, negra, negra con abdomen rojizo o con bandas amarillas, algunas veces con marcas blancas a amarillas sobre la cabeza; alas amarillentas a negruzcas o hialinas. Antena con 6 a 25 segmentos, filiforme o ligeramente engrosada; hembra con ovipositor largo y en forma de aguja. Margen posterior del pronoto marginada, larga sobre la mitad del meson, no reducida; lóbulos mesonotales laterales divididos por surcos diagonales. Ala anterior con vena transversa 2r presente, celda anal presente, cruzada por una vena transversa anal; ala posterior con o sin celda anal. Noveno tergito de la hembra con proyecciones apicales en forma de cuerno (*cornus*). Tibias sin espinas preapicales; tibia anterior con una espina apical,

usualmente hendida en el ápice. Genitalia del macho ortándrica (no rotada 180°) (Figura 21.1).

Filogenia

Todos los Siricidae tienen el noveno tergito de la hembra extendido en una proyección con forma de cuerno, llamada *cornus*. Esta es única en los Hymenoptera y soporta la monofilia de la familia (Schulmeister 2003). Anaxyelidae, una familia encontrada solamente en el oeste de los Estados Unidos, junto con Siricidae, fueron definidos como grupos hermanos por Schulmeister (2003) y son las únicas familias en la superfamilia Siricoidea.

Taxonomía

Alrededor del mundo, hay cerca de 90 especies en 11 géneros y dos subfamilias, los Siricinae y Tremecinae. Benson

(1943) produjo una clasificación mundial y Smith (1978) catalogó la fauna mundial. Fidalgo y Smith (1987) describieron unas especies fósiles de Argentina, aunque ninguna especie nativa existente es conocida en Sudamérica. Smith (1988) proporciona claves para los géneros y especies de América al sur de los Estados Unidos. Middlekauff (1960) trata las especies de California; Smith y Schiff (2002) proporcionan claves y distribuciones para las especies del este de Norteamérica.

Biología

Las larvas barrenan la madera, los Siricinae en árboles de coníferas y los Tremecinae en angiospermas. Los adultos usualmente ovipositan en árboles debilitados o moribundos, y las larvas se alimentan y desarrollan mientras abren túneles en la madera del corazón del árbol. Muchas de estas avispas son atraídas comúnmente a los árboles recientemente

quemados y las hembras ovipositan dentro de las ramas carbonizadas. Usualmente se necesitan dos o más años para el desarrollo y culminación de un ciclo de vida. Debido a que las larvas son fácilmente transportadas en madera y productos de madera, se han distribuido inadvertidamente en diferentes lugares del mundo. La larva utiliza un hongo simbiote para descomponer la celulosa durante la alimentación larval, ya que los sirícidos no producen enzimas para digerir celulosa (Buchner 1965). Este hongo se carga en glándulas abdominales especializadas en las hembras adultas y se deposita durante la oviposición. Smith y Shiff (2002), Kukor y Martin (1983) y Parkin (1942) estudian esta relación simbiótica con el hongo.

Los Siricidae son holárticos y se extienden hasta el norte de Centroamérica, con un género endémico para la Región Afrotropical. Ninguna especie es nativa de Sudamérica y Australia, pero se conocen especies invasoras en Sudamérica, *Sirex noctilio* en Brasil y Argentina (Iede *et al.* 1998; Stival *et al.* 1993), y *Urocerus gigas gigas* (Ries 1946; Smith 1998) y *Tremex fuscicornis* en Chile (Baldini 2002).

Clave para los géneros neotropicales de Siricidae

- 1 Tibia posterior con dos espolones apicales (Figura 21.2A) 2
- Tibia posterior con una espina apical (Figura 21.2B) 4

- 2(1) Antena con 13 segmentos (Figura 21.3B); distancia entre antenas casi 2 veces la distancia entre la antena y el ojo; cabeza negra; segunda celda submarginal del ala anterior estrecha (Figura 21.4); México *Sirotremex*
- Antena con 18 o más segmentos (Figura 21.3A), raramente menos; distancia entre antenas 1.5 veces o menos la distancia entre la antena y el ojo; cabeza negra o con áreas amarillentas sobre cada lado; segunda celda submarginal del ala anterior mas larga que ancha (Figura 21.5) 3

- 3(2) Una mancha amarillenta pálida en cada lado de la cabeza, o, en algunos machos, cabeza generalmente amarilla a roja marrón; *cornus* de la hembra largo y estrecho, constreñido en la base (Figura 21.6A); Canadá hasta México; especies introducidas en Chile *Urocerus*
- Cabeza negra; *cornus* de la hembra triangular, no constreñido en la base (Figura 21.6B); Canadá a norte de Centroamérica; especies introducidas en Brasil, Argentina ... *Sirex*

- 4(1) Antena delgada, con 18 segmentos o más (Figura 21.3A); carena genal presente detrás de cada ojo (Figura 21.7); ovipositor de la hembra tan largo como el cuerpo; *cornus* de la hembra mas largo que ancho, casi con lados paralelos. Canadá hasta México *Xeris*

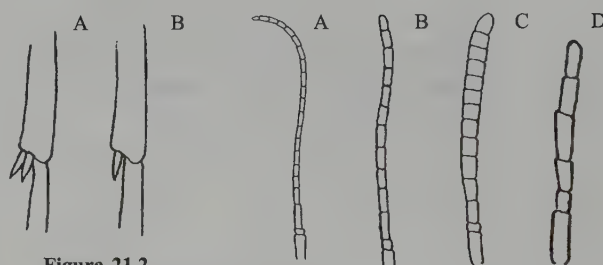


Figura 21.2

Figura 21.3

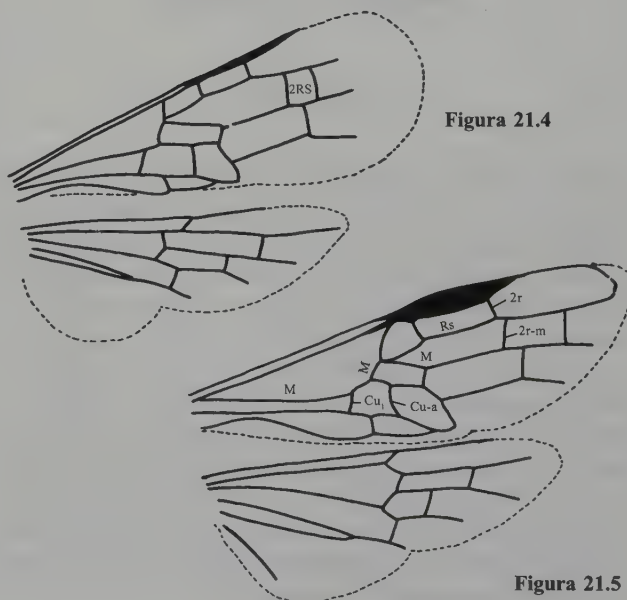


Figura 21.4

Figura 21.5

- Antena robusta, ligeramente hinchada en la mitad, con 17 segmentos o menos (Figura 21.3C,D); carena genal ausente; ovipositor de la hembra mas corto que el abdomen; *cornus* de la hembra triangular (como en la Figura 21.6B) 5

5(4) Antena con 5 o 6 segmentos (Figura 21.3D); tibia posterior y basitarso del macho ampliamente expandida

y lateralmente aplanada (Figura 21.8); ala anterior con vena transversa 2r-m (Figura 21.5); ala posterior con celda anal; Cuba *Teredon*

- Antena con 14-17 segmentos (Figura 21.3C); tibia posterior y basitarso del macho más cilíndrico; ala anterior sin vena transversa 2r-m (Figura 21.9); ala posterior sin celda anal; Canadá hasta México; una especie introducida en Chile *Tremex*

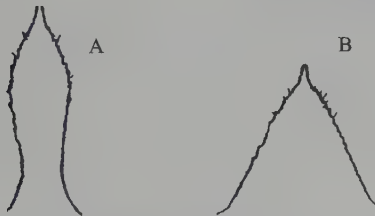


Figura 21.6



Figura 21.7



Figura 21.8

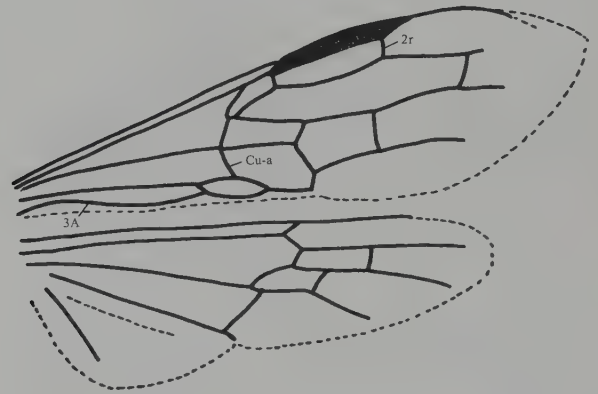


Figura 21.9

CAPÍTULO 22

Superfamilia Xiphydriodea y familia Xiphydriidae

D. R. Smith

Superfamilia Xiphydriodea

La posición de Xiphydriidae ha variado de acuerdo con cada autor, y en general ha sido considerada como un taxón de difícil ubicación. Por ejemplo, en Goulet y Huber (1993) es tratada como *incertae sedis*. Estudios recientes (Vilhelmsen 2001; Schulmesiter *et al.* 2001) colocan a este taxón como el grupo hermano de Orussoidea + Apocrita (Vespina). A la vista general, estas avispas se distinguen claramente del resto de himenópteros basales por su propleura muy larga, tanto así que la cabeza se aleja del pronoto por medio de un «cuello». Seguimos las

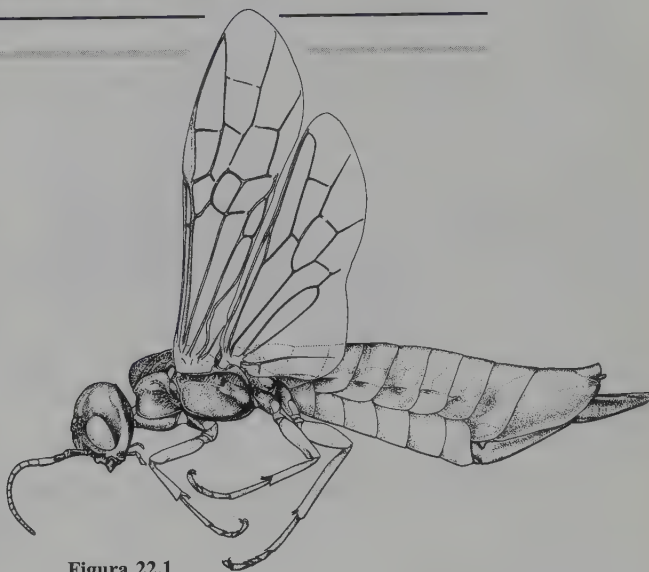


Figura 22.1

recientes propuestas en sistemática de «sínfitos» al colocar este grupo en su propia superfamilia.

Familia Xiphydriidae

Diagnosis

Cuerpo alargado, cilíndrico, longitud de 4.0 a 25.0 mm (usualmente 8.0 a 15.0 mm); colores marrón oscuro, negro, o negro con todo o parte del abdomen y/o el tórax rojo; alas hialinas, hialinas con marcas negruzcas, o casi enteramente negras. Antena larga, filiforme, con 20 a 25 segmentos; cabeza encima de los ojos en forma de domo, usualmente brillante; escleritos cervicales alargados, presentándose como un cuello corto; margen posterior del pronoto con escotadura; lóbulos laterales del mesoscuto usualmente

divididos por una cresta transversa; tibia posterior con o sin espinas preapicales, tibia posterior con una o dos espinas apicales; ala anterior con celda anal completa, cruzada por una vena anal transversa; vena transversa 2r presente o ausente; ala posterior con celda anal; abdomen con primer tergo dividido medialmente; ovipositor con forma de espada, proyectándose más allá del ápice del abdomen; genitalia del macho ortándrica (no rotada 180°) (Figura 22.1).

Filogenia

Los Xiphydriidae están entre los clados Siricoidea y Orussoidea en Schulmeister (2003) y son los supuestos

grupos hermanos de los Orussoidea + Apocrita. Todos estos tres taxones comparten la articulación transescutal. Las bases de la monofilía de Xiphydriidae incluyen: alargamiento de los escleritos cervicales, una línea entre las partes lateral y dorsal del tergo, y recta la margen distal del noveno esterno del macho.

Taxonomía

Cerca de 100 especies están actualmente ubicadas en 10 géneros y dos subfamilias, Xiphydriinae y Derecyrtinae. Todas las especies neotropicales, excepto quizás por *Eoxiphia paragaudis*, son miembros de Derecyrtinae. Benson (1954) publica sobre la clasificación mundial, y Smith (1978) cataloga la fauna mundial. Smith (1988) proporciona claves para 3 géneros y 17 especies en la Región Neotropical. Smith (1995a, c) adiciona una nueva especie de *Brachyxiphus* y una de *Derecyrta* proveniente de Chile, Mecke (en Mecke *et al.* 2000) adiciona una especie de *Derecyrta* del sur de Brasil y Smith (2004) describe una nueva especie de *Derecyrta* de Colombia y Ecuador. El género peruano *Eoxiphia* es ubicado dudosamente en Xiphydriinae (Smith 1988), y no se incluye en la clave abajo. Su estatus se desconoce y

esta basado en una especie, cuyo tipo no ha podido ser localizado. Smith (1976a) revisa el género neártico *Xiphydria* y reconoce 10 especies.

Biología

Las larvas son perforadoras de madera. Las especies neárticas perforan en madera de árboles y arbustos de angiospermas, más comúnmente vástagos, en pequeñas ramas y en madera muerta o moribunda. Las plantas alimenticias incluyen *Acer*, *Betula*, *Prunus*, *Tilia* y *Carpinus*. Solamente una especie neotropical ha sido criada, *Derecyrta araucariae* de *Araucaria angustifolia* en el sur de Brasil (Mecke *et al.* 2001). Este es el único registro positivo de un xiphydriido en una conífera. Chrystal y Skinner (1932) estudian la biología de *Xiphydria prolongata* en Gran Bretaña y Deyrup (1984) describe la historia de vida y parasitoides de la especie neártica *Xiphydria maculata*.

Los Xiphydriidae son cosmopolitas excepto por la Región Afrotropical. En el Neotrópico se encuentran desde Costa Rica hasta Chile. *Derecyrta* está ampliamente distribuida en el Neotrópico, mientras que *Stiercephala* y *Brachyxiphus* se conocen solamente del centro y sur de Chile.

Clave para los géneros neotropicales de Xiphydriidae

- 1 Segmento tarsal apical posterior de la hembra mucho más largo que el basitarso posterior; fémur posterior delgado, casi 7 veces más largo que ancho; cabeza con pelos erectos largos, arrugado y opaco o brillante; venas 2r del ala anterior presentes (Chile) ***Brachyxiphus***
 - Segmento tarsal posterior de la hembra más corto que el basitarso posterior; fémur posterior engrosado, solamente 3 a 5 veces más largo que ancho; cabeza glabra, brillante y punteada posterior o los ocelos; vena 2r del ala anterior usualmente ausente **2**
- 2(1) Carena genal ausente; tibia media y posterior sin espinas preapicales (Figura 22.2A); pulvínulos tarsales ausentes con tarsos cubiertos por debajo con una densa mata de pelos ***Derecyrta***
 - Carena genal presente (Figura 22.3); tibia media y posterior con espinas preapicales (Figura 22.2B); pulvínulos tarsales bilobulados presentes ***Stiercephala***



Figura 22.2



Figura 22.3

CAPÍTULO 23

Superfamilia Orussoidea y familia Orussidae

D. R. Smith

Superfamilia Orussoidea

Superfamilia monotípica, caracterizada por los atributos expuestos abajo para la familia. Los estudios más recientes muestran que Orussoidea es el grupo hermano de Apocrita. En aspectos de morfología y comportamiento, los órúsidos se separan claramente de los «sínfitos», con los cuales comparten sólo caracteres plesiomórficos.

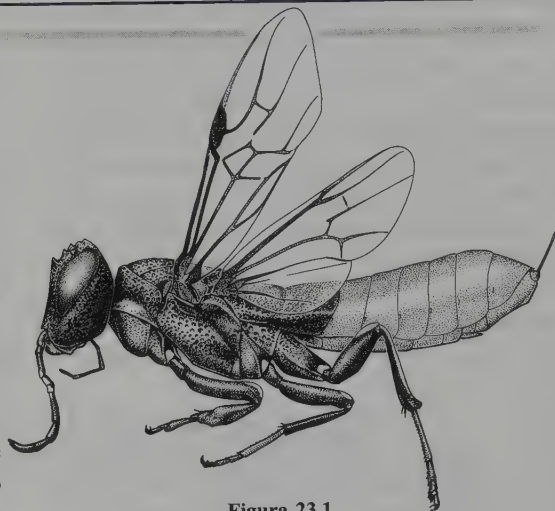


Figura 23.1

Familia Orussidae

Diagnosis

Cuerpo alargado y cilíndrico, tamaño de 2.8 a 12.0 mm. Usualmente negras, pero algunas veces con patas rojizas. Antenas nacen en la cara ventral de la cabeza, debajo del clipeo aparente; antena de la hembra con 10 segmentos, fusiforme, con segmento apical en forma de clavija; antena del macho con 11 segmentos, en forma de seda. Cabeza frecuentemente punteada, algunas veces con carenas en el área frontal, y con dos o tres pares de tubérculos sobre la cima de la cabeza entre los ojos; labro en forma de lengua. Pronoto marginado posteriormente. Venación alar reducida en comparación con otros «Symphyta»; ala anterior con extremos distales de las venas reducidos a líneas débiles, solamente una vena transversa radio-medial (2rs-m) presente, vena 2A presente. Tibias sin espinas preapicales; tibia anterior con dos espinas apicales; tarso anterior con 5 segmentos en la hembra y 3 en el macho. Vaina del ovipositor

exertada; ovipositor en forma de hilo, más largo que la longitud del cuerpo, usualmente enrollado dentro del cuerpo y sujeto en un surco mediano sobre el octavo esterno. Genitalia del macho ortándrica (no rotada 180°) (Figura 23.1).

Filogenia

Orussidae ha sido tradicionalmente incluida dentro de «Symphyta» debido a que sus representantes comparten varios caracteres comunes con otras avispas sierra, tales como el abdomen unido ampliamente al tórax. Estos caracteres, si embargo, son plesiomórficos y los «Symphyta» son reconocidos como un grupo parafilético. Vilhelmsen (2001) detalla un número de características especializadas en las antenas de la hembra, patas anteriores, y aparato ovipositor que apoyan sus relaciones de grupo hermano con los Apocrita. Schulmeister (2003) acepta la monofilía de Orussidae + Apocrita y justifica esta ubicación con muchas sinapomorfias. Vilhelmsen (2003) provee un análisis filogenético de la fauna mundial a nivel de especie.

Taxonomía

Orussidae es la única familia en la superfamilia Orussoidea. De distribución mundial, los Orussidae comprenden unas 75 especies (Vilhelmsen y Smith 2002; Vilhelmsen 2003). Middlekauff (1983) revisa los Orussidae de Norteamérica y Centroamérica, y Smith (1988) elabora una sinopsis de todas las especies de América al sur de los Estados Unidos.

Para la Región Neotropical, Smith (1988) sigue la clasificación de taxones de rango superior propuesta por Benson (1955) e incluye dos subfamilias, Orussinae, con un género y una especie, y Ophrynopinae, con cuatro géneros y 12 especies.

Recientes estudios de Vilhelmsen (2003) sobre la fauna mundial, indican que la actual clasificación de subfamilia y tribus no refleja con propiedad la historia evolutiva de la familia, y por lo tanto no se usa aquí. Sin embargo, los géneros ophronopinos, de la manera que son tratados en Vilhelmsen y Smith (2002), representan un clado monofilético opuesto a otros Orussidae; este taxón, que incluye la mayor parte de la fauna neotropical, ha sido revisado por Vilhelmsen y Smith (2002).

El único género neotropical que no está ubicado dentro de los géneros ophronopinos es *Orusella* de Chile. Los caracteres que separan *Orusella*, en la clave que se presenta abajo, son aquellos usados para separar los géneros ophronopinos de otros Orussidae.

Siete géneros y 27 especies se incluyen en Ophrynopinae, de los cuales 5 géneros y 16 especies son neotropicales. Un género, *Guiglia*, es también australiano, y otros dos géneros son indoafricanos y del sur de Asia.

Biología

La Información sobre la biología de las especies neotropicales se limita a varias crías realizadas en Chile, Brasil y México. Smith y Beeche (1999) reportan la emergencia de un espécimen de *Guiglia chilensis* de un tallo de *Baccharis linearis* infestado por *Trigonogenium bicorne* (Buprestidae) en Chile. En México, *Ophrynopus nigricans* se ha criado de tallos de *Agave nelsoni* conteniendo el lepidóptero de la especie *Agavenema pallida* (Incurvaridae). En Rio Grande do Sul, Brasil, una hembra de *Ophrynopus depressatus* se crió de *Araucaria angustifolia* (Mecke et al. 2001b). Se conocen otras pocas notas biológicas. Nuttall (1980) observa larvas jóvenes desarrollándose como ectoparasitoides solitarios sobre especies introducidas de Siricidae. Cooper (1953) y Powell y Turner (1975) reportan datos sobre especies norteamericanas, que posiblemente se desarrollan alimentándose sobre larvas o pupas de escarabajos perforadores. Middlekauff (1983) condensa lo que se conoce sobre la biología de las especies neárticas. La biología y el desarrollo de *Orussus abietinus* en Suecia fue estudiada por Ahnlund y Ronquist (2001).

Los Orussidae son cosmopolitas pero más diversos en las regiones tropicales de Asia, Australia, y Sudamérica. *Ophrynopus*, el género neotropical más grande, tiene lugar desde México hasta el norte de Argentina. *Guiglia* es gondwánico, con una especie en Chile, y varias en Australia, Nueva Zelanda y Fiji, y *Orusella* se encuentra solamente en Chile. *Argentophrynopus*, *Kulcania*, y *Ophrella*, cada una con dos especies, se encuentran en Centroamérica, Norteamérica y el norte de Sudamérica, aunque una especie de *Kulcania* se encuentra en el sur de los Estados Unidos.

Clave para los géneros neotropicales de Orussidae

- 1 Carenas frontales completas, con carenas distinguibles transversa dorsal, lateral longitudinal, y transversa ventral y conectadas entre sí (Figura 23.2 dfc); punturas del área frontal, al menos las de la mitad inferior, cada una con varias sedas; palpo maxilar corto y con 3 segmentos o largo y con 5 segmentos 2
- Carenas frontales ausentes; si con carena lateral longitudinal presente, entonces no extendida hasta la margen clipeal; punturas del área frontal cada una con solamente una o ninguna sed; palpo maxilar largo, con 5 segmentos ... 3
- 2(1) Palpo maxilar largo, casi tan largo como el ojo, con 5 segmentos, los 3 apicales alargados; carena occipital ausente; mesoscutelo con márgenes carenadas levantadas; Chile *Guiglia*
- Palpos maxilares reducidos, mucho más cortos que el ancho del ojo, con 3 segmentos; carena occipital presente;

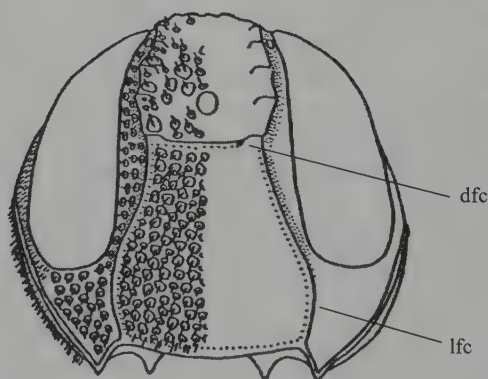


Figura 23.2

mesoscudelo con márgenes redondeadas; sur de los Estados Unidos hasta Colombia **Kulcania**

3(2) Carenas posocular y occipital ausentes; hipandrio del macho simple, sin tubérculos; vena radial transversa (2r) del ala anterior unida al estigma en casi su centro (carenas faciales ausentes; segmento antenal 3 igual en longitud al 4); Chile **Orusella**

- Carenas posocular y occipital presentes; hipandrio del macho con 3 tubérculos; vena radial transversa (2r) del ala anterior unida al estigma cerca de su ápice más que en su centro (Figuras 23.3, 23.4) **4**

4(3) Sedas en puntos del área frontal liguladas, distinguiblemente ensanchadas y aplanadas lateralmente; ala anterior con vena transversa cu-a no continua con M, reuniéndose con Cu1 en el centro de la celda discoidal (D) (Figura 23.3); tercer segmento antenal igual en longitud al cuarto; Panamá, Brasil **Ophrella**

- Sedas en puntos del área frontal, si presentes, delgadas, o muy ligeramente expandidas en los ápices; ala anterior con vena cu-a continua con M (Figura 23.4); tercer segmento antenal más largo que el cuarto **5**

5(4) Parte lateral del fémur posterior y varias áreas sobre el tórax (parte posterodorsal del pronoto, sulco mesoscutelar, partes anterolaterales de la mesopleura) cubiertas con pelos claramente anchos y plateados; ala anterior enfuscada hasta el ápice, pero con mancha semiapical hialina entre las venas Rs y M, distales de la vena 2r-m (Figura 23.4), la mayoría conspicuas en la hembra; México, Costa Rica **Argentophrynopus**

- Pelo sobre la parte posterior del fémur menos denso y/o no plateado, distribución y color de los pelos sobre el tórax no como arriba; ala anterior, si densamente enfuscada, usualmente con ápice hialino y nunca con mancha hialina semiapicalmente; México hasta el norte de Argentina **Ophrynopus**

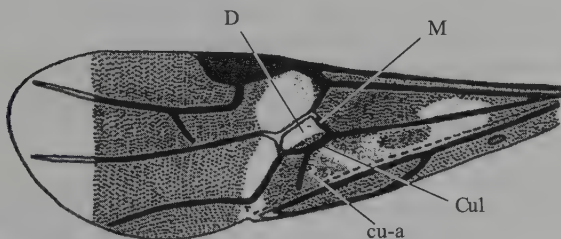


Figura 23.3

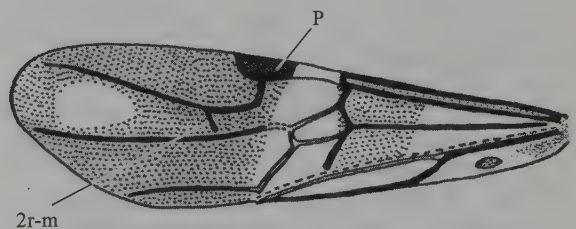


Figura 23.4

Literatura citada capítulos 11-23

- Abe, M. y D. R. Smith. 1991. The genus-group names of Symphyta (Hymenoptera) and their type species. *Esakia* 31:1-115.
- Ahnlund, H. y F. Ronquist. 2001. Den röda parasitväxtstekeln (*Orussus abietinus*) biologi och förekomst i Norden. *Entomologisk Tidskrift* 122:1-11.
- Alvarado, J. A. 1938. Plaga de gusanos del pino en San Juan del Obispo. *Revista Agrícola de Guatemala* 14:229-233, 271-274.
- Alvarado, J. A. 1939. *Los insectos dañinos y los insectos auxiliares de la agricultura en Guatemala*. Guatemala C. A. (Tipografía Nacional).
- Aréstegui, P. A. 1976. Plaga de la papa en Andahuaylas-Apurímac. *Revista Peruana de Entomología* 19:97-98.
- Azevedo Marques, L. A. de. 1933. Tenthredinidae «Musca de serra» cuja larva, ou «falsa lagarta» é nociva a varias espécies do genero *Tibouchina* (Biologia de *Bergiana cyanocephala* (Klug, 1824, Konow, 1899)). *Ministerio da Agricultura, Instituto Biologico de Defesa Agrícola, Rio de Janeiro* 12:1-11.
- Baldini, U. A. 2002. Un factor de daño para el recurso forestal y agrícola. *Agronomía y Forestal UC, Revista de Extension de la Facultad de Agronomía e Ingeniería, Forestal de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago* 16:11-13.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculate families (Insecta). *Zoologica Scripta* 24:157-177.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1997. Hamuli in the Hymenoptera (Insecta) and their phylogenetic implications. *Journal of Natural History* 31:1556-1585.
- Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta* 28:51-67.
- Benson, R. B. 1938. On the classification of sawflies (Hymenoptera: Symphyta). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 87:353-384.
- Benson, R. B. 1941. Three sawflies attacking guava in Brazil (Hymenoptera, Symphyta). *Bulletin of Entomological Research* 30:463-465.
- Benson, R. B. 1943. Studies in Siricidae, especially of Europe and southern Asia (Hymenoptera, Symphyta). *Bulletin of Entomological Research* 34:27-51.

- Benson, R. B. 1946. Classification of the Cephidae (Hymenoptera, Symphyta). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 96:89-108.
- Benson, R. B. 1950. An introduction to the natural history of British sawflies. *Transactions of the Society for British Entomology* 30:463-465.
- Benson, R. B. 1954. Classification of the Xiphydriidae (Hymenoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 105:151-162.
- Benson, R. B. 1955. Classification of the Orussidae with some new genera and species (Hymenoptera, Symphyta). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 24:1-2.
- Buchner, P. 1965. Siricids, pp. 83-92, en: Wiley, J. *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*. J. New York.
- Burdick, D. J. 1961. A taxonomic and biological study of the genus *Xyela* Dalman in North America. *University of California Publications in Entomology* 17:285-356.
- Camacho, C. 1917. *El chape de cerezo* (Eriocampoides limacina). Servicio Policía Sanitaria Vegetal Santiago de Chile.
- Camargo, O. R. 1955. *Contribuição ao estudo do tenthredinideo «mata porcos», Paraperreya dorsuaria (Konow, 1899) -no Rio Grande do Sul*. Tese de Doutorado apresentada à Escola de Agronomia, e Veterinária da Universidade do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Camargo, O. R. 1956. As larvas «mata-porcos» no Rio Grande do Sul. *Boletín da Diretoria de Produção Animal, Porto Alegre* 13:23-29.
- Carrasco, Z. F. 1967. Algunas plagas registradas en Cuzco. *Revista Peruana de Entomología* 10:62-66.
- Carrillo, L., R. B. Mundaca y E. Cisternas. 1990. *Ametastegia glabrata* (Fallén) especie fitófaga introducida a Chile (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Revista Chilena de Entomología* 18:5-7.
- Chrystal, R. N. y E. R. Skinner. 1932. Studies in the biology of the woodwasp *Xiphydria prolongata* Geoffr. (*dromedarius* F.) and its parasite *Thelessa curvipes* Grav. *Scottish Forestry Journal* 46:36-57.
- Ciesla, W. M. 2002. Observations on the life history and habits of a tropical sawfly, *Sericoceros mexicanus* (Kirby), (Hymenoptera: Argidae) on Roatán Island, Honduras. *The Forestry Chronicle* 78:515-521.
- Cisneros, P. S. 1976. Observaciones sobre *Zadiprion vallicola* Roh. en la meseta tarasca, Michoacán. *Boletín Técnico Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México D. F.* 33.
- Cooper, K. W. 1953. Egg gigantism, oviposition and genital anatomy: their bearing on the biology and phylogenetic position of *Orussus* (Hymenoptera: Siricoidea). *Proceedings of the Rochester Academy of Sciences* 10:38-68.
- Costa Lima, A. da. 1941. Bichos «mata-porcos». *Chácaras e Quintais* 63:43.
- Costa Lima, A. da. 1960. *Insetos do Brasil. Hymenopteros*. Tomo 11. 1a Parte. Escola Nacional de Agronomia, Brasil.
- Curtis, J. 1844. Descriptions of the nests of two hymenopterous insects inhabiting Brazil, and of the species by which they were constructed. *Transactions of the Linnean Society of London* 19:249-259.
- Deyrup, M. A. 1984. A maple wood wasp, *Xiphydria maculata*, and its insect enemies (Hymenoptera: Xiphydriidae). *Great Lakes Entomologist* 17:17-28.
- Dias, B. F. de Souza. 1975. Comportamento pre-social de sinfitas do Brasil Central. I. *Themos olfersii* (Klug) (Hym., Argidae). *Studia Entomologica* 18:401-432.
- Dias, B. F. de Souza. 1976. Comportamento pre-social de sinfitas do Brasil Central. II. *Dielocerus diasi* Smith, 1975 (Hymenoptera, Argidae). *Studia Entomologica* 19:461-501.
- Dutra, F., F. Riet-Correa, M. C. Méndez y N. Paiva. 1997. Poisoning of cattle and sheep in Uruguay by sawfly (*Perreyia flavipes*) larvae. *Veterinary and Human Toxicology* 39:281-286.
- Fidalgo, P. y D. R. Smith. 1987. A fossil Siricidae (Hymenoptera) from Argentina. *Entomological News* 98:63-66.
- Flores, C., J. Ugalde, P. Hanson e I. Gauld. 2000. The biology of Perreyinae sawflies (Hymenoptera: Pergidae) of the *Perreyia* genus-group, pp. 258-266, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 17:1395-1443.
- Gibson, G. A. P. 1993. Groundplan structure and homology of the pleuron in Hymenoptera based on a comparison of the skeletomusculature of Xyelidae (Hymenoptera) and Raphidiidae (Neuroptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165:165-187.
- González, R. H., G. Barria y M. A. Guerrero. 1986. *Nematus desantisi* Smith, nueva especie de importancia forestal en Chile (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Revista Chilena de Entomología* 14:13-15.
- Goulet, H. 1986. The genera and species of the Nearctic Dolerini (Symphyta: Tenthredinidae: Selandriinae): Classification and phylogeny. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 135:1-208.
- Goulet, H. 1992. The genera and subgenera of the sawflies of Canada and Alaska, Hymenoptera: Symphyta, en: *The insects and arachnids of Canada*. Part 20. Agriculture Canada, Publication 1876, Ottawa.
- Goulet, H. 1993. Chapter 6. Superfamilies Cephoidea, Megalodontoidea, Orussoidea, Siricoidea, Tenthredinoidea, and Xyeloidea, pp. 101-129, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Hanson, P. E. e I. D. Gauld. 1995. The orussids and stephanids, introduction, p. 178, en: Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Heraty, J. M., J. B. Woolley y D. C. Darling. 1994. Phylogenetic implications of the mesofurca and mesopostnotum in Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research*

- 3:241-277.
- Hernández, H. H. del S. 1980. Diprionidos (Hymenoptera: Tenthredinidae) defoliadores de pinos en la región de Tequesquahuac, México, pp. 109-117, en: *Memoria Sociedad Mexicana de Entomología Primer Simposio Nacional sobre Parasitología Forestal*. No. 6. Uruapán, Michoacán.
- Hochmut, R. 1972. Contribución al conocimiento de *Neodiprion insularis* (Cresson) (Tenthredinoidea, Hymenoptera), defoliador de *Pinus caribaea* Morelet. *Revista Forestal Baracoa, Cuba* 2(1):2-18.
- Hochmut, R. 1984. El género *Neodiprion* Rohwer 1918 (Hymenoptera: Diprionidae) en Cuba. *Poeyana* 263:1-16.
- Iede, E. T., E. Schaitza, S. Penteado, R. C. Reardon y S. T. Murphy (eds.). 1998. Training in the control of *Sirex noctilio* by the use of natural enemies, pp. 13-98, en: *Proceedings of a conference: Colombo, Brazil, November 4-9th, 1996. Forest Health Technology Enterprise Team, Technology Transfer, Biological Control, Morgantown, WV, FHTET*.
- Izquierdo, S. V. 1921. Nota sobre el huevo de *Eriocampoides limacina* («Chape»). *Revista Chilena Historia Natural* 25:120-123.
- Jervis, M. y L. Vilhelmsen. 2000. Mouthpart evolution in adults of the basal, «symphytan» hymenopteran lineages. *Biological Journal of the Linnean Society* 70:121-146.
- Jiménez, P. M. 1976. Observaciones preliminares sobre la biología y hábitos de *Neodiprion circa gillettei* Rohwer. *Instituto Nacional de Investigaciones Forestales de México, Boletín Técnico* 48:4-17.
- Johnson, N. F. 1988. Midcoxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81:870-881.
- Jørgensen, P. 1913. Las Tenthredinoidea (Hym.) de la Republica Argentina. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires* 24:247-288.
- Kimsey, L. S. y D. R. Smith. 1985. Two new species, larval descriptions, and life history notes on some Panamanian sawflies (Hymenoptera: Argidae, Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 87:191-210.
- Koch, F. y D. R. Smith. 2000. *Nematus oligospilus* Förster (Hymenoptera: Tenthredinidae), an introduced willow sawfly in the Southern Hemisphere. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 102:292-300.
- Kukor, J. J. y M. M. Martin. 1983. Acquisition of digestive enzymes by siricid woodwasps from their fungal symbiont. *Science* 220:1161-1163.
- Lara, R. R. y M. T. Ortiz. 1969. Antecedentes, situación actual y planteamiento para el estudio del defoliador de los pinos *Zadiprion* sp. en Michoacán. *Bosques* 6(3):14-20.
- Lorenz, H. y M. Kraus. 1957. Die larvalsystematik der Blattwespen (Tenthredinoidea and Megalodontoidea). *Abhandlungen zur Larval Systematik der Insekten* 1:1-139.
- McCallan, E. 1953. Sawflies (Hym., Tenthredinidae and Argidae) from Trinidad, British Guiana, and Venezuela. *Entomologist's Monthly Magazine* 89:126.
- MacDonald, J. y C. P. Ohmart. 1993. Life history strategies of Australian pergid sawflies and their interactions with host plants, pp. 485-502, en: Wagner, M. R. y K. F. Raffa (eds.). *Sawfly life history adaptations to woody plants*. Academic Press, San Diego.
- Maes, J. M. 1990. Catálogo de los Hymenoptera de Nicaragua. I. Symphyta. *Revista Nicaraguense de Entomología* 13:21-24.
- Maes, J. M. 1999. Symphyta, pp. 1626-1630, en: Maes, J. M. (ed.). *Insectos de Nicaragua*. Vol. 3. SETAB, MARENA, Managua, Nicaragua.
- Malaise, R. 1949. The genera *Waldheimia*, *Probleta*, and other Neotropical Tenthredinoidea (Hym.). *Arkiv för Zoologi A* 42:1-61.
- Malaise, R. 1954. A generic key to the South American *Strombocerina* group (Hym., Tenthred.). *Entomologisk Tidskrift* 75:276-284.
- Malaise, R. 1963. Hymenoptera Tenthredinoidea, subfamily Selandriinae, key to the genera of the world. *Entomologisk Tidskrift* 84:159-215.
- Mareggiani, G., S. Russo y M. M. LaLanne. 1994. Bioecología y preferencias alimentarias de *Adurgoa gonagra* (Klug) (Hymenoptera, Argidae). *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires* 14:145-148.
- Martorell, L. F. 1941. Biological notes on the sea-grape sawfly, *Schizocera krugii* Cresson, in Puerto Rico. *Caribbean Forester* 2(3):141-144.
- Mecke, R., M. S. Barbosa y W. Engels. 2000. A new Brazilian sawfly, *Derecyrtia araucariae* spec. nov. (Hymenoptera: Xiphydriidae), associated with *Araucaria angustifolia*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 73:177-182.
- Mecke, R., M. H. M. Galileo y W. Engels. 2001. New records of insects associated with *Araucaria* trees: Phytophagous Coleoptera and Hymenoptera and their natural enemies. *Studies on the Neotropical Fauna and Environment* 36:11-124.
- Medal, J. C., M. D. Vitorino, D. H. Habeck, J. L. Gillmore, J. H. Pedrosa y L. P. De Sousa. 1999. Host specificity of *Heteroperreyia hubrichi* Malaise (Hymenoptera: Pergidae), a potential biological control agent of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius* Raddi). *Biological Control* 14:60-65.
- Mendolea, E. R. 1942. Plagas de las coníferas. *Fitofilo* 1:3-30.
- Middlekauff, W. W. 1958. The North American sawflies of the genera *Acantholyda*, *Cephalcia*, and *Neurotoma* (Hymenoptera: Pamphiliidae). *University of California Publications in Entomology* 14:51-174.
- Middlekauff, W. W. 1960. The siricid woodwasps of California (Hymenoptera: Symphyta). *Bulletin of the California Insect Survey* 6(4):59-77.
- Middlekauff, W. W. 1964. The North American sawflies of the genus *Pamphilius* (Hymenoptera: Pamphiliidae). *University of California Publications in Entomology* 8:1-80.
- Middlekauff, W. W. 1969. The cephid stem borers of California (Hymenoptera: Cephidae). *Bulletin of the California Insect Survey* 11:1-19.
- Middlekauff, W. W. 1983. A revision of the sawfly family

- Orussidae for North and Central America (Hymenoptera: Symphyta, Orussidae). *University of California Publications in Entomology* 101:1-46.
- Naumann, I. 1984. An apterous female sawfly (Hymenoptera: Symphyta) from Papua New Guinea. *Systematic Entomology* 9:339-349.
- Nuttall, M. J. 1980. Insect parasites of *Sirex*. *Forest and Timber Insects in New Zealand* 47 (sin paginación).
- Olmedo, I. H. 1932. El Tenthredínido *Neodiprion vallicola* Roh., plaga de los pinos en el Estado de Michoacán, México. *Revista de Entomología* 2:168-175.
- Ovruski, S. M. y D. R. Smith. 1993. Descriptions of immature stages of *Nematus desantisi* (Hymenoptera: Tenthredinidae), a pest of Salicaceae in Argentina. *Entomological News* 104:153-160.
- Parkin, E. A. 1942. Symbiosis and siricid woodwasps. *Annals of Applied Biology* 29:268-274.
- Pedrosa-Macedo, J. H. 2000. Biology and behavior of the strawberry guava sawfly, *Haplostegus epimelas* Konow 1901 (Hymenoptera: Pergidae), in southern Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 102:129-134.
- Powell, J. A. y W. J. Turner. 1975. Observations on oviposition behavior and host selection in *Orussus occidentalis* (Hymenoptera: Siricoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* 48:299-307.
- Pyenson, L. 1940. Notes on the biology of three tenthredinid (Hym.) pests of the guava. *Bulletin of Entomological Research* 30:467-469.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects. *Oriental Insects* 22:115-145.
- Ribadeneyra, J. M. de la L. 1970. El gusano de la hoja de pino. *Trabajos de Entomología Forestal* 1:69-100.
- Ries, D. T. 1937. A revision of the Nearctic Cephidae (Hymenoptera). *Transactions of the American Entomological Society* 63:259-324.
- Ries, D. T. 1946. *Urocerus gigas* Fabricius in Brazil (Hym.: Siricidae). *Entomological News* 57:218.
- Riet-Correa, F., F. Dutra, M. P. Soares y M. C. Méndez. 1998. Chapter 58. Sawfly (*Perreyia flavipes*) larval poisoning of cattle, sheep, and swine, pp. 291-296, en: Garland T. y A. C. Barr (eds.). *Toxic Plants and Other Natural Toxicants*. CAB International.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:1-60.
- Ross, H. H. 1937. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Illinois Biological Monographs* 15:1-173.
- Schedl, W. 1991. Hymenoptera, Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen, pp. 1-136, en: Fischer, M. (ed.). *Handbuch der Zoologie, eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Band IV Arthropoda: Insecta, Teilband 31*. Walter de Gruyter, Berlin, New York.
- Schulmeister, S. 2001. Functional morphology of the male genitalia and copulation in lower Hymenoptera, with special emphasis on the Tenthredinoidea s. str. (Insecta, Hymenoptera, «Symphyta»). *Acta Zoologica* 82:31-49.
- Schulmeister, S. 2003a. Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering of characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:209-344.
- Schulmeister, S. 2003b. Morphology and evolution of the tarsal plantula in Hymenoptera (Insecta), focussing on the basal lineages. *Zoologica Scripta* 2:153-172.
- Schulmeister, S. 2003c. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:245-275.
- Schulmeister, S. 2003d. Genitalia and terminal abdominal segments of male basal Hymenoptera (Insecta): morphology and evolution. *Organisms, Diversity, and Evolution* 3:253-279.
- Schulmeister, S., W. C. Wheeler y J. M. Carpenter. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18:455-484.
- Sharkey, M. J. y A. Roy. 2002. Phylogeny of the Hymenoptera: a reanalysis of the Ronquist *et al.* (1999) reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 1:57-66.
- Shinohara, A. 1986. A new apterous sawfly from Sulawesi, Indonesia (Hymenoptera: Pergidae; Perreyiinae), and the pleural origin of the ventral region of the sawfly mesothorax. *Systematic Entomology* 11:247-253.
- Smith, D. R. 1964. Description of the male of *Xylecia nearctica*, with comments on the genus (Hymenoptera: Xyelidae). *Pan-Pacific Entomologist* 40:54-56.
- Smith, D. R. 1969a. The genus *Susana* Rohwer and Middleton (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71:13-23.
- Smith, D. R. 1969b. Nearctic Sawflies. I. Blennocampinae: Adults and larvae (Hymenoptera: Tenthredinidae). *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1337:1-176.
- Smith, D. R. 1969c. Nearctic Sawflies. II. Selandriinae: Adults (Hymenoptera: Tenthredinidae). *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1398:1-48.
- Smith, D. R. 1969e. Key to genera of Nearctic Argidae (Hymenoptera) with revisions of the genera *Atomacera* Say and *Sterictiphora* Billberg. *Transactions of the American Entomological Society* 95:439-457.
- Smith, D. R. 1970. Nearctic species of the genus *Ptenus* Kirby (Hymenoptera: Argidae). *Transactions of the American Entomological Society* 96:79-101.
- Smith, D. R. 1971a. Nearctic sawflies. III. Heterarthrinae: Adults and larvae (Hymenoptera: Tenthredinidae). *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1420:1-84.
- Smith, D. R. 1971b. The genus *Zadiprion* Rohwer (Hymenoptera: Diprionidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 73:187-197.
- Smith, D. R. 1971c. The Neotropical sawflies described by Norton and Cresson, with lectotype designations (Hymenoptera: Symphyta). *Transactions of the*

- American Entomological Society* 97:521-535.
- Smith, D. R. 1971d. Nearctic sawflies of the genera *Neoptilia* Ashmead, *Schizocerella* Forsius, *Aprosthem* Konow, and *Sphacophilus* Provancher (Hymenoptera: Argidae). *Transactions of the American Entomological Society* 97:537-594.
- Smith, D. R. 1972a. New combinations for Neotropical sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 74:258.
- Smith, D. R. 1972b. North American sawfly larvae of the family Argidae (Hymenoptera). *Transactions of the American Entomological Society* 98:163-184.
- Smith, D. R. 1973a. The sawfly tribe Lycotini in South America (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Pan-Pacific Entomologist* 49:93-101.
- Smith, D. R. 1973b. Sawflies of the subfamily Heterarthrinae in South America (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75:337-345.
- Smith, D. R. 1974a. Sawflies of Chile: A new genus and species and key to genera of Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75:402-408.
- Smith, D. R. 1974b. Conifer sawflies, Diprionidae: Key to North American genera, checklist of world species, and new species from Mexico (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 76:409-418.
- Smith, D. R. 1976a. The xiphydriid woodwasps of North America (Hymenoptera: Xiphydriidae). *Transactions of the American Entomological Society* 102:101-131.
- Smith, D. R. 1976b. World genera of the leafmining sawfly tribe Fenusini (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Entomologica Scandinavica* 7:253-260.
- Smith, D. R. 1978. Suborder Symphyta (Xyelidae, Parachexyelidae, Parapamphiliidae, Xyelidae, Karatavidae, Gigasiricidae, Sepulcidae, Pseudosiricidae, Anaxyelidae, Siricidae, Xiphydriidae, Paroryssidae, Xyelotomidae, Blasticotomidae, Pergidae), pp. 1-193, en: van der Vecht, J. y R.D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 14*. Dr. W. Junk B.V. - Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Smith, D. R. 1979a. Nearctic sawflies. IV. Allantinae: Adults and larvae (Hymenoptera: Tenthredinidae). *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1595:1-172.
- Smith, D. R. 1979b. Symphyta, pp. 1-137, en: Krombein, K.V., P. D. Hurd, Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Smith, D. R. 1981a. Identification of the *Acordulecera* «potato» sawflies of Peru and Bolivia, with descriptions of these and related species from South America (Hymenoptera: Pergidae). *Journal of the Washington Academy of Sciences* 70:89-103.
- Smith, D. R. 1981b. Symphyta (Hymenoptera: Pergidae, Argidae, Tenthredinidae) collected at the Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, D. F. *Revista Brasileira de Entomologia* 25:275-288.
- Smith, D. R. 1983. The first record of *Nematus* Panzer from South America: A new species from Argentina (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 85:280-282.
- Smith, D. R. 1986. The berry and rose stem-borers of the genus *Hartigia* in North America (Hymenoptera: Cephidae). *Transactions of the American Entomological Society* 112:129-156.
- Smith, D. R. 1988. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Introduction, Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphydriidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae. *Systematic Entomology* 13:205-261.
- Smith, D. R. 1989. The sawfly genus *Arge* (Hymenoptera: Argidae) in the Western Hemisphere. *Transactions of the American Entomological Society* 115:83-205.
- Smith, D. R. 1990. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Pergidae. *Revista Brasileira de Entomologia* 34:7-200.
- Smith, D. R. 1992. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Argidae. *Memoirs of the American Entomological Society* 39:1-201.
- Smith, D. R. 1993. Chapter 1. Systematics, life history, and distribution of sawflies, pp. 3-32, en: Wagner, M. R. y K. K. Raffa (eds.). *Sawfly life history adaptations to woody plants*. Academic Press, Inc., San Diego.
- Smith, D. R. 1995a. Rediscovery of *Corynophilus pumilus* (Klug), and a new genus and two new species of Symphyta from South America (Hymenoptera, Pergidae & Xiphydriidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 39:161-169.
- Smith, D. R. 1995b. Chapter 6, The sawflies and woodwasps, pp. 157-177. Chapter 7, Orussidae, pp. 178-181, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Smith, D. R. 1995c. A new species of Xiphydriidae (Hymenoptera) from Chile. *Revista Chilena de Entomologia* 22:21-24.
- Smith, D. R. 2003a. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Nematinae, Heterarthrinae, Tenthredininae). *Transactions of the American Entomological Society* 129:1-45.
- Smith, D. R. 2003b. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Allantinae). *Journal of Hymenoptera Research* 12:148-192.
- Smith, D. R. 2004. A new species of *Derecyrt* Smith (Hymenoptera: Xiphydriidae) from Colombia and Ecuador. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106:675-678.
- Smith, D. R. y J. H. Lawton. 1980. Review of the sawfly genus *Eriocampidea* (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 82:447-453.
- Smith, D. R. y J. Adis. 1984. Notes on the systematics and natural history of *Diolocerus fasciatus* (Enderlein) and

- key to species of the genus (Hymenoptera: Argidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 86:720-721.
- Smith, D. R. y W. W. Middlekauff. 1987. Suborder Symphyta, pp. 618-649, en: Stehr, F. W. (ed.). *Immature insects*. Kengall Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- Smith, D. R. y J. D. Solomon. 1989. A new *Janus* (Hymenoptera: Cephidae) from *Quercus*, and a key to North American species. *Entomological News* 100:1-5.
- Smith, D. R. y G. O. Poinar, Jr. 1992. Sawflies (Hymenoptera: Argidae) from Dominican amber. *Entomological News* 103:117-124.
- Smith, D. R. y D. A. Vicente Pérez. 1995. Elenco sistemático y bibliografía de las avispas sesiliventre (Hymenoptera: Symphyta) de Chile. *Gayana Zoologia* 59:103-108.
- Smith, D. R. y N. M. Schiff. 1998. The genera *Macroxyela* Kirby and *Megaxyela* Ashmead (Hymenoptera: Xyelidae) in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 100:636-657.
- Smith, D. R. y M. A. Beéche C. 1999. Notes on Chilean Orussidae (Hymenoptera) and a probably new host association. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101:697-698.
- Smith, D. R. y E. A. B. Díaz. 2001. A new species of *Sericoceros* Konow (Hymenoptera: Argidae) damaging *Villetana* trees, *Triplaris caracasana* Cham. (Polygonaceae) in Paraguay. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103:217-221.
- Smith, D. R. y N. M. Schiff. 2002. A review of the siricid woodwasps and their ibaliid parasitoids (Hymenoptera: Siricidae, Ibalidae) in the eastern United States, with emphasis on the mid-Atlantic region. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104:174-194.
- Smith, D. R. y D. H. Janzen. 2003a. Food plants and life histories of sawflies of the family Argidae (Hymenoptera) in Costa Rica, with descriptions of two new species. *Journal of Hymenoptera Research* 12:193-208.
- Smith, D. R. y D. H. Janzen. 2003b. Food plants and life histories of sawflies of the families Tenthredinidae and Pergidae (Hymenoptera) in Costa Rica, with descriptions of four new species. *Journal of Hymenoptera Research* 12:312-332.
- Smith, D. R., C. P. Ohmart y D. L. Dahlsten. 1977. The fir shoot-boring sawflies of the genus *Pleroneura* in North America (Hymenoptera: Xyelidae). *Annals of the Entomological Society of America* 70:761-767.
- Smith, D. R., G. Dapoto y H. Giganti. 2003 (2002). A new species of *Periclista* (Hymenoptera: Tenthredinidae) associated with *Nothofagus* (Fagaceae) in Argentina and Chile. *Entomological News* 113:328-331.
- Soares, M. P., F. Riet-Correa, D. R. Smith, M. P. Soares, M. C. Mendez y A. L. Brandolt. 2001. Experimental intoxication by larvae of *Perreyia flavipes* Konow, 1899 (Hymenoptera: Pergidae) in pigs and some aspects on its biology. *Toxicon* 39:669-678.
- Solórzano, B. L. 1977. *Biología, daños y control del defoliador de pino Zadipton vallicola Roh. en el suroeste de Michoacán*. Época 2a, No. 10. Comisión Forestal del Estado de Michoacán, México.
- Stival, C. L. C., E. T. Iede, E. Schaitza, S. R. S. Penteado y S. M. S. da Silva. (eds.). 1993. *Conferencia Regional da Vespa da Madeira, Sirex noctilio, Na América do Sul, 1992, Florianópolis*. EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Florestas, Curitiba, Brazil.
- Taeger, A. y S. M. Blank (eds.). 1998. *Pflanzenwespen Deutschlands (Hymenoptera, Symphyta). Kommentierte Bestandsaufnahme*. Verlag Goecke & Evers, Keltern.
- Viitasaari, M. (ed.). 2002. *Sawflies I*. Tremex Press Ltd., Helsinki, Finland.
- Vilhelmsen, L. 1996. The proral cavity of lower Hymenoptera (Insecta): comparative morphology and phylogenetic significance. *Zoologica Scripta* 25:14-170.
- Vilhelmsen, L. 1997a. Head capsule concavities accommodating the antennal bases in Hymenoptera pupating in wood: possible emergence-facilitating adaptations. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 26:12-18.
- Vilhelmsen, L. 1997b. The phylogeny of lower Hymenoptera, with a summary of the early evolutionary history of the order. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 5:49-70.
- Vilhelmsen, L. 1999. The occipital region in the basal Hymenoptera (Insecta): a reappraisal. *Zoologica Scripta* 28:75-85.
- Vilhelmsen, L. 2000a. Before the wasp-waist: comparative anatomy and phylogenetic implications of the skeleto-musculature of the thoraco-abdominal boundary region in basal Hymenoptera (Insecta). *Zoomorphology* 119:185-221.
- Vilhelmsen, L. 2000b. Cervical and prothoracic skeleto-musculature in the basal Hymenoptera (Insecta): comparative anatomy and phylogenetic implications. *Zoologischer Anzeiger* 29:105-118.
- Vilhelmsen, L. 2000c. The ovipositor apparatus of basal Hymenoptera (Insecta): phylogenetic implications and functional morphology. *Zoologica Scripta* 29:19-45.
- Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera. *Zoological Journal of the Linnean Society* 121:9-442.
- Vilhelmsen, L. 2003. Phylogeny and classification of the Orussidae (Insecta: Hymenoptera), a basal parasitic wasp taxon. *Biological Journal of the Linnean Society* 139:337-418.
- Vilhelmsen, L. y D. R. Smith. 2002. Revision of the «ophrynopine» genera *Argentophrynopus* gen. n., *Guglia* Benson, *Kulcania* Benson, *Ophrella* Middlekauff, *Ophrynon* Middlekauff, *Ophrynopus* Konow, and *Stirocorsia* Konow (Hymenoptera: Orussidae). *Insect Systematics and Evolution* 33:387-420.
- Vilhelmsen, L., N. Isidoro, R. Romani, H. H. Basibuyuk y D. L. J. Quicke. 2001. Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenal organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). *Zoomorphology* 121:6-64.
- Wagner, M. R. y K. K. Raffa (eds.), 1993. Sawfly life history

- adaptations to woody plants. Academic Press, Inc., San Diego.
- Wheeler, W. M. y W. M. Mann. 1923. A singular habit of sawfly larvae. *Psyche* 30:9-13.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-673.
- Wilkinson, R. C. y A. T. Drooz. 1979. Oviposition, fecundity, and parasites of *Neodiprion excitans* from Belize. *Environmental Entomology* 8:501-505.
- Wille, J. E. 1943. *Entomologia agrícola del Perú*. Estación Experimental Agrícola de La Molina, Lima.
- Wong, H. R. 1976. American species of *Pristiphora* south of the United States. *Annals of the Entomological Society of America* 69:525-526.
- Wong, H. R. y R. B. Benson. 1965. A new species of *Pristiphora* from Brazil (Tenthredinidae: Hymenoptera). *The Canadian Entomologist* 97:779-782.
- Wong, H. R. y D. L. Szlaby. 1986. Larvae of the North American genera of Diprionidae (Hymenoptera: Symphyta). *The Canadian Entomologist* 118:577-587.
- Yuasa, H. 1923 (1922). A classification of the larvae of the Tenthredinidae. *Illinois Biological Monographs* 7:1-172.

CAPÍTULO 24

Superfamilia Stephanoidea y familia Stephanidae

A. Aguiar

Superfamilia Stephanoidea

Taxón monotípico, con una familia, Stephanidae, cuyos atributos morfológicos se ofrecen más abajo. La posición de Stephanoidea, en relación con las demás superfamilias de himenópteros dista de lograr consenso entre especialistas.

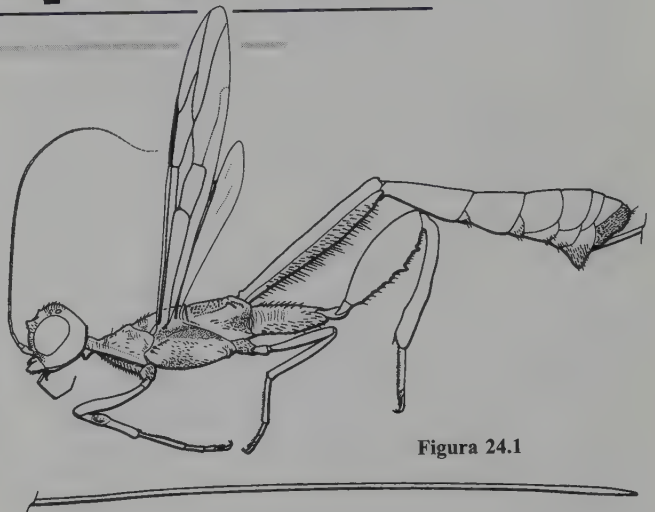


Figura 24.1

Familia Stephanidae

Diagnosis

Longitud del cuerpo (incluyendo el ovipositor) varía de 3 mm (algunos machos de la especie australiana *Parastephanellus rufoornatus*) hasta casi 100 mm (como en la especie neotropical *Megischus maculipennis*). Antena con 30 a 42 segmentos, con flagelo largo y en forma de hilo; inserción antenal cerca del clipeo; cabeza con cinco tubérculos distinguibles sobre la cúspide de la cabeza (de ahí el nombre de *stephanus*, que significa corona en griego); vértice muy grande, casi tan largo como ancho; carena occipital siempre desarrollada, con frecuencia ancha y translúcida; pronoto largo, cónico, con esculturación elaborada, segmentos de la pata posterior altamente modificados, vena costal ausente, y cuerpo estrecho y largo. La mayoría de las especies sud-americanas son negras, con cabeza rojiza; el tarso posterior presenta tres segmentos en hembras, y cinco en los machos;

el ovipositor es casi tan largo como, o más largo que el cuerpo, sus vainas siempre presentan una banda subapical blanca (Figura 24.1).

Clasificación y distribución

Stephanidae comprende casi 328 especies descritas alrededor del mundo (Aguiar 2004b), con 40 especies válidas para el Neotrópico. El número actual de sinónimos no reconocidos y de especies sin describir se compensan entre sí, por lo que el número actual en el mundo es probablemente de 300 especies descritas. En una revisión cladística reciente, Aguiar (2000) reconoce seis géneros mundiales, en oposición a los 13 géneros y dos subgéneros propuestos en la literatura. Las opiniones acerca de su delimitación y sinonimias varían enormemente y fluctúan desde la adopción (Schletterer 1889) o defensa (Ceballos 1926) de un solo género en la familia, pasando por el reconocimiento de un número intermedio de géneros (Townes 1949), hasta todos los géneros

propuestos (Orfila 1956). Ha habido drásticas interpretaciones sobre la relevancia de los caracteres taxonómicos usados para definir los géneros de estefánidos (Benoit 1951). Achterberg (2002) provee una clave para géneros del mundo, pero es incómoda de usar, e incluye varios taxones nuevos propuestos mediante el fraccionamiento del altamente parafiletico género *Megischus*. Esta literatura conflictiva es frecuentemente confusa, son comunes las citaciones de estefánidos erróneamente identificados, aún en publicaciones recientes. Por ejemplo, el género neotropical *Hemistephanus* frecuentemente es confundido con *Megischus* y el género indoaustriano *Parastephanellus*.

Los conceptos genéricos adoptados aquí están basados en una revisión cladística de la familia (Aguiar 2000), y difieren de Townes (1949) y Gauld (1995) por el reconocimiento de *Hemistephanus* como un género monofilético distinto. De acuerdo con esta interpretación, hay tres géneros de Stephanidae en el Neotrópico. De estos, el más basal es el género parafiletico *Megischus*, el cual es de amplia distribución en la región; el sur de México alberga una mezcla de especies neotropicales y neárticas así como especies únicas. El género más derivado es *Hemistephanus* y se encuentra a través de Sudamérica, desde Brasil (con 21 de 24 especies conocidas) hasta el norte de Costa Rica; no hay registros de este género del Caribe, excepto por una especie descrita de Trinidad (Aguiar 2004a). La mayoría de las especies sudamericanas presentan solapamiento de distribuciones, pero la composición faunística cambia en Panamá y Costa Rica, donde al menos tres especies parecen ser las más abundantes, *H. colombiensis* (Ceballos), *H. erythrocephallus* y *H. costaricensis* (Aguiar 2004a). *Foenatopus* es un género primariamente tropical asiático, pero presenta dos especies conocidas en el Neotrópico, *F. aurantiiceps*, la cual se encuentra especialmente en la Región Amazónica, pero con un registro confirmado de Argentina, y *F. annulipes*, la cual se encuentra desde el sur de México hasta la Amazonía. No hay registros de estefánidos en Chile.

Biología

Los estefánidos se desarrollan como idiobiontes ectoparasitoides de larvas de insectos perforadores de madera. Un gran porcentaje de los registros de hospederos son de la familia Cerambycidae (Benoit 1951, 1984a; Blüthgen 1953; Meyer *et al.* 1978; Pagliano 1986; Völlger 1994; Visitpanich 1994) y Buprestidae (Townes 1949; Chao 1964; Mateu 1972; Pagliano 1986; Braza 1989; Carlson 1979). También hay registros de estefánidos atacando varias otras familias de Coleoptera, y algunos himenópteros como Siricidae (Taylor 1967; Kirk 1975) y aparentemente abejas solitarias

(Berland 1951; Malyshev 1966; Königsmann 1978). Existe evidencia indirecta que sugiere una especificidad baja de hospedero (por ejemplo Roman 1917; Benoit 1949, 1984a), pero sólo hay datos inequívocos sobre polifagia disponibles para *Schlettererius cinctipes* (Kirk 1975) y *Stephanus serrator* (Blüthgen 1953; Pagliano 1986).

En buena medida, lo que se conoce acerca de los estefánidos se basa en Taylor (1967), quien estudia la especie neártica *Schlettererius cinctipes* después de su introducción en Australia. La información biológica más profunda acerca de los estefánidos está en su mayoría limitada a observaciones fragmentadas sobre *Stephanus serrator* (Blüthgen 1953; Jansen *et al.* 1988; Völlger 1994). La oviposición ha sido descrita e ilustrada por Rodd (1951), Taylor (1967) y Jansen *et al.* (1988).

Algunos estefánidos pueden realmente horadar la madera, mientras otros parecen ser tanteadores. La hembra levanta su metasoma hasta que se encuentra aproximadamente en ángulo recto con respecto al eje del cuerpo; de esta manera coloca el largo ovipositor en un ángulo de casi 30° con respecto a la superficie de la madera. Cuando el ovipositor es insertado en la madera, las vainas reciben presión hacia atrás, se enrollan hacia arriba, y la avispa se mueve gradualmente hacia atrás mientras el metasoma va descendiendo lentamente. La profundidad de penetración sugiere que el ovipositor realmente penetra la madera en ángulo recto con respecto a la superficie.

La hembra aparentemente aguijonea e inmoviliza a la larva hospedera antes de colocar el primer huevo (Taylor 1967). La forma del huevo es gradualmente alargada y adelgazada, deformación que, presumiblemente, permite su paso a través del lumen del ovipositor. El huevo eclosiona a los 10 a 14 días después de la oviposición y la larva, pequeña, activa y excavadora se alimenta a través de una lesión integumentaria situada algunas veces en una membrana intersegmentaria. El primer estadio larval presenta mandíbulas simples y de punta aguda, pero los estadios posteriores tienen mandíbulas tridentadas características. El número exacto de estadios larvales no se conoce, aunque se distinguen tres desde el trabajo de Taylor (1967). El estadio larval final es himenopteriforme, con partes bucales bastante reducidas y sin, o con un orificio salivar vestigial. La larva consume enteramente al hospedero salvo por las partes fuertemente quitinizadas, seis a siete semanas después de la oviposición. El estadio larval final pupa en el lugar donde terminó de alimentarse. No hay indicios de capullo, y la exuvia pupal se encuentra dentro del instar larval final (Taylor 1967). Rodd (1951) describe las pupas de macho y hembra. La emergencia desde la madera que ha servido de sustrato se facilita por los tubérculos sobre la cima de la cabeza, así como otra escultura en la superficie (Quicke 1997). De hecho, cuando se confina en espacios tubulares fuertes, análogos a las galerías excavadas por sus hospederos en la

madera, los adultos de estefánidos comienzan a mover la cabeza hacia atrás, anclando sus tubérculos en las paredes de la galería, y empujando el cuerpo hacia adelante (observación personal).

El comportamiento de apareamiento no ha sido descrito en detalle, pero se conoce que las hembras de la especie neártica *Schlettererius cinctipes* copulan más de una vez (Taylor 1967). Estas hembras comienzan a ovipositar casi 12 días después de su emergencia.

Los estefánidos se encuentran en su mayoría en hábitat tropicales interiores, usualmente sobre o alrededor de árboles muertos en pie y caídos y, al menos en adultos del género *Hemistephanus*, son atraídos por incisiones frescas en árboles o ramas (Aguiar 1998). No obstante, algunas especies viven en áreas desérticas o semidesérticas (por ejemplo Benoit 1984b), en latitudes altas (por ejemplo *Megischus bicolor* en Canadá, *S. serrator* en Alemania, *Hemistephanus artiosulcatus* en Argentina), o son endémicas en varias islas oceánicas alrededor del mundo.

Se estima que la mayor parte de los estefánidos son raros, pero esta estimación puede estar relacionada con la falta de técnicas eficientes de colección para el grupo (Aguiar y Sharikov 1997). Los adultos parecen ser predominantemente diurnos, pero algunas especies son atraídas por trampas de luz (Naumann 1992; observación personal), sugiriendo que el vuelo activo puede comenzar en, o extenderse hasta, las horas del crepúsculo. El vuelo y otros movimientos son usualmente lentos y débiles, pero la coloración críptica y el comportamiento contribuyen a que muchas especies sean inconspicuas en su hábitat. Aunque esto puede ayudar a evitar depredadores, la concentración de individuos en condiciones expuestas para el apareamiento o la oviposición ocurre al menos en unas pocas especies en el género *Stephanus* (Völlger 1994), *Hemistephanus* (observación personal), *Parastephanellus* (Rodd 1951), y *Foenatopus* (Cheesman 1932; Gauld 1995).

Identificación

La delimitación de los géneros estefánidos presentada por Elliott (1922) sigue siendo la referencia básica, pero es bastante imprecisa, y un gran número de especímenes no pueden identificarse con las claves y descripciones presentadas en dicho trabajo. Aunque esta es, sin duda, una excelente compilación sobre taxonomía de estefánidos hasta 1922, la

monografía de Elliott es también insuficiente para el reconocimiento de especies. Los géneros de Stephanidae que se encuentran en el Neotrópico pueden identificarse con la clave que se presenta más adelante.

Taxonomía

Hay 25 especies de *Megischus* descritas para la Región Neotropical, casi la mitad de estas fueron descritas como *Stephanus*, y todas basadas en especímenes provenientes de Sudamérica. Sin embargo, después de la revisión de casi todos los especímenes colectados, siempre en Sudamérica, Elliott diferencia ocho especies y sugiere que más de $\frac{2}{3}$ de los taxones publicados son sinónimos. Tres especies neárticas también se extienden hasta el Neotrópico, dos en el sur de México (*M. texanus* y *M. arizonicus*) y una en Cuba (*M. brunneus*); estas pueden reconocerse en Townes (1949) o Aguilar y Johnson (2003). También hay al menos otros cuatro taxones por describir, sumando un total de 15 especies de *Megischus* para toda la Región Neotropical.

La identificación de las especies neotropicales endémicas es muy difícil o imposible con la literatura disponible. Un estudio comparado de los tipos primarios (Aguiar, datos sin publicar) sugiere las siguientes especies válidas: *M. furcatus* LePeletier y Serville, *M. acutus* LePeletier y Serville, *M. maculipennis* Westwood, *M. niger* Smith, *M. andinus* Schletterer y *M. willineri* (Orfila). La información taxonómica acerca del género neotropical *Megischus* está dispersa en numerosos trabajos, de los cuales Elliott (1922), Townes (1949), y Orfila (1949; 1951a, b; 1953; 1956; 1959; 1960) son los más relevantes. Aparentemente, no muchas especies sudamericanas de este género permanecen sin describir.

Aguiar (1998) presenta la clave para las 21 especies válidas del género *Hemistephanus*, exclusivamente neotropical; además Aguilar (2004a) incluye nuevos taxones y una clave para especies. Las dos especies neotropicales de *Foenatopus* pueden reconocerse por las descripciones originales (Kieffer 1910; Brues 1915), pero *F. aurantiiceps* parece tener dos morfos, difiriendo en talla y escultura superficial. Debido a que pocos especímenes han sido colectados por cada morfo, es prematuro decidir si representan especies distintas o no. Por tanto, (la comparación con el holotipo lo aclara) *Neostephanus fritzi* Orfila 1956, de Argentina, es sinónimo menor (junior synonymy) de *Foenatopus aurantiiceps* Brues 1915, (Aguiar 2004b).

Clave para los géneros neotropicales de Stephanidae

- 1 Espacio entre las coxas posteriores membranoso (Figura 24.7); la mayoría o todas las venas sobre la mitad apical del ala anterior tubulares o fuertemente nebulosas (Figuras 24.2, 24.3) 2
- Espacio entre las coxas posteriores cubierto por una placa muy esclerotizada (Figura 24.8); venas sobre la mitad apical del ala anterior espectrales o débilmente nebulosas (Figura 24.4) *Foenatopus*

- 2(1) Sedas sobre M+Cu ubicadas lejos de 1M, de la cuales están separadas por una distancia más grande que la longitud de 1cu-a; margen apical del pronoto usualmente convoluta, generando un collar ancho (Figura 24.5), el cual dorsalmente es alutáceo; alas usualmente hialinas claras,

nunca parcialmente enfuscadas; hembras de pequeñas a medianas, nunca más largas de 27 mm (excluyendo el ovipositor) *Hemistephanus*

- Sedas sobre M+Cu alcanzando 1M y usualmente avanzando sobre 1Cu en al menos una de las alas, o al menos terminando cerca de 1M, separadas de ésta por una distancia nunca más grande que la longitud de 1cu-a; margen apical del pronoto como un borde simple, ligera a moderadamente replegado hacia arriba (Figura 24.6); alas con frecuencia parcial o uniformemente enfuscadas; especímenes medianos a muy grandes, excepto por algunos machos pequeños; hembras de un tamaño usualmente mayor de 25 mm (excluyendo el ovipositor) *Megischus*

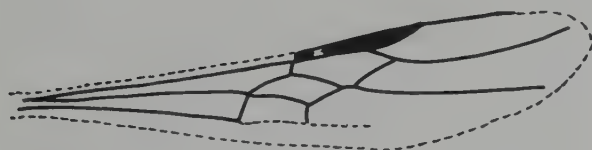


Figura 24.2



Figura 24.3

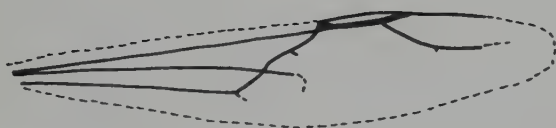


Figura 24.4

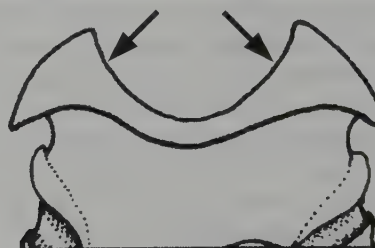


Figura 24.5

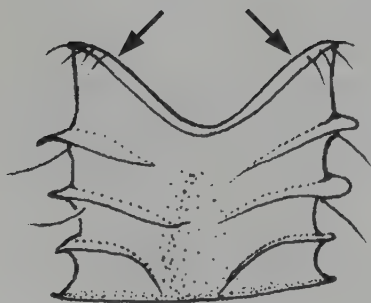


Figura 24.6

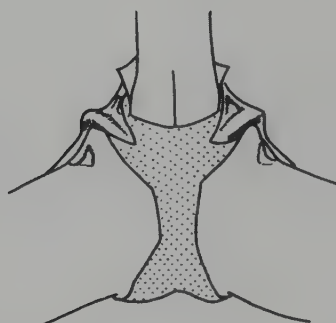


Figura 24.7

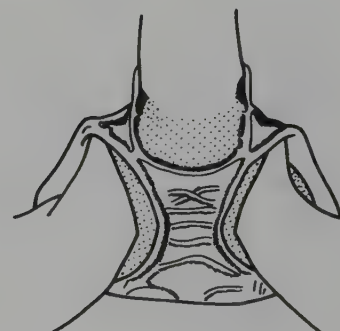


Figura 24.8

Literatura citada

- Achterberg, C., van. 2002. A revision of the Old World species of *Megischus* Brullé, *Stephanus* Jurine and *Pseudomegischus* gen. nov., with a key to the genera of the family Stephanidae (Hymenoptera: Stephanoidea). *Zoologische Verhandelingen* 339:1-206.
- Aguiar, A. P. 1998. Revisão do gênero *Hemistephanus* Enderlein, 1906 (Hymenoptera: Stephanidae), com considerações metodológicas. *Revista Brasileira de Entomologia* 41(2-4):343-429.
- Aguiar, A. P. 2000. *Phylogenetics and systematics of the world Stephanidae (Hymenoptera)*. 2 Vols. PhD dissertation, The Ohio State University.
- Aguiar, A. P. 2004a. Additions to the revision of the genus *Hemistephanus* Enderlein (Hymenoptera: Stephanidae), with inclusion of four taxa and description of two new species. *Papéis Avulsos de Zoologia* 44(2):13-43.
- Aguiar, A. P. 2004b. World catalog of the Stephanidae. *Zootaxa* 753:1-120.
- Aguiar, A. P. y A. Sharkov. 1997. Blue pan traps as a potential method for collecting Stephanidae (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 6(2):422-423.
- Aguiar, A. P. y L. Musetti. 2000. *The Stephanidae Homepage*. (URL: <http://iris.biosci.ohio-state.edu/projects/stephanids>).
- Aguiar, A. P. y N. F. Johnson. 2003. Stephanidae (Hymenoptera) of America North of Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(2):467-483.
- Benoit, P. L. G. 1949. Les Stephanoidae (Hym.) du Congo Belge. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 42(3-4):285-294.
- Benoit, P. L. G. 1951. Les stephanides Malgaches (Hymen.-Terebr.). *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar A* 5(2):269-284.
- Benoit, P. L. G. 1984a. Stephanidae de l'Afrique occidentale et centrale (Hymenoptera). *Revue de Zoologie Africaine* 98(1):215-228.
- Benoit, P. L. G. 1984b. Stephanidae du Sahara (Hymenoptera). *Revue de Zoologie Africaine* 98(2):434-439.
- Berland, L. 1951. Hyménoptéroïdes (Symphytes and Térébrants), pp. 771-975, en: Grassé, P.-P. *Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome X. Insectes supérieurs et Hémiptères*. Masson, Paris, France.
- Blüthgen, P. 1953. Zur Biologie von *Stephanus serrator* F. (Hym., Stephanidae). *Zoologischer Anzeiger* 150:229-234.
- Braza, R. D. 1989. Parasitoids of immature stages of *Agrilus sexsignatus* (Fisher) (Coleoptera: Buprestidae) attacking *Eucalyptus deglupta* Blume in Surigao del Sur. *Philippine Entomologist* 7(5):479-483.
- Brues, C. T. 1915. Some new parasitic Hymenoptera from Brasil (Stanford Expedition to Brasil, 1911). *Psyche* 22(1):1-13.
- Carlson, R. W. 1979. Stephanidae, pp. 143-144, 740-741, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, Jr., D. R. Smith y B. D. Burks. *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. 3 vols. Smithsonian Institution Press, Whashington D. C.
- Ceballos, G. 1926. Stephanidae del museo de Madrid (Hym. Steph.). *Eos* 2:135-147, est. 4.
- Chao, Hsiu-Fu. 1964. Description of new species of Stephanidae (Hymenoptera, Ichneumonoidea) from South China. *Acta Entomologica Sinica* 13(3):376-395.
- Cheesman, E. 1932. *Hunting insects in the South Seas*. Ballou, New York.
- Elliott, E. A. 1922. Monograph of the hymenopterous family Stephanidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 92:705-831.
- Gauld, I. D. 1995. Stephanidae, pp. 181-184, en: Hanson, P. E y I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Halstead, J. A. 1986. Distribution and seasonality of *Megischus* spp. (Hymenoptera: Stephanidae) in California. *Entomological News* 97(3):101-103.
- Jansen, E., J. Bense y K. Schrameyer. 1988. *Stephanus serrator* (Fabricius, 1778) in der Bundesrepublik Deutschland (Hymenoptera, Stephanidae). *Entomofauna, Zeitschrift für Entomologie* 9:421-428.
- Kieffer, J.-J. 1910. Description de nouveaux évaniides d'Amérique (Hym.). *Annales de la Société Entomologique de France* 79:57-81.
- Kirk, A. A. 1975. Siricid woodwasps and their associated parasitoids in the southwestern United States (Hymenoptera: Siricidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 51(1):57-61.
- Königsmann, E. 1978. Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: Terebrantes (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 25:1-55.
- Malyshev, S. J. 1966. *Stanovlenie perepon Öatokrylych i fazy ich èvoljucii*. Moskva, Leningrad.
- Mateu, J. 1972. Les insectes xylophages des *Acacia* dans les régions sahariennes. *Publicações do Instituto de Zoologia «Dr. Augusto Nobre»*, Faculdade de Ciências do Porto 116:601-603.
- Meyer, R. P., T. L. McKenzie, y K. Davis. 1978. Observations on a population of *Schlettererius cinctipes* (Cresson) (Hymenoptera: Stephanidae) in a selective cut of white fir (*Abies concolor*) in the Sierra Nevada of California. Natural control of *Monochamus oregonensis*, wood boring insects. *Pan-Pacific Entomologist* 54(4):326.
- Naumann, I. D. 1992. Hymenoptera (wasps, bees, ants, sawflies), pp. 916-1000, en: CSIRO (ed.). *The Insects of Australia*. 2nd ed. Vol 2. Melbourne University Press, Carlton, Australia.
- Orfila, R. N. 1949. Nuevos «Stephanidae» (Hym., Ichneum.) Neotropicales. *Acta Zoologica Lilloana* 7:339-352.
- Orfila, R. N. 1951a. Sinopsis de los «*Stephanus*» neotropicales, con descripción de una nueva especie de Argentina. *Revista Brasileira de Biología* 11(3):271-274.

- Orfila, R. N. 1951b. Un nuevo *Stephanus* neotropical (Hym., Steph.). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 15:65-68.
- Orfila, R. N. 1953. *Stephanus paraguayensis* sp. n. (Hym., Stephan.). *Notas del Museo de la ciudad Eva Perón* 6(141):205-208.
- Orfila, R. N. 1956. Los Stephanidae (Hym.) argentinos. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 19:5-8.
- Orfila, R. N. 1959. Un nuevo *Stephanus* (Hym., Stephanidae) brasileño. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 21(1958):39-41.
- Orfila, R. N. 1960. Nuevos Stephanidae (Hym.) neotropicales, pp. 125-135, en: *Actas trabajos Primer Congreso Sudamericano de Zoología* 3. Octubre 12-24, 1959. La Plata.
- Pagliano, G. 1986. Aulacidae, Stephanidae ed Evaniidae d'Italia con descrizione di un nuovo Stephanidae del Marocco (Hymenoptera, Ichneumonoidea). *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Grosseto* 9/10:1-20.
- Quicke, D. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman 4 Hail, Londres.
- Rodd, N. W. 1951. Some observations on the biology of Stephanidae and Megalyridae (Hym.). *Australian Zoologist* 11:341-346.
- Roman, A. 1917. Schlupfwespen aus Amazonien. *Arkiv för Zoologi* 11(4):1-15.
- Schletterer, A. 1889. Monographie der Hymenopteren-Gattung *Stephanus* Jur. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 33:71-160.
- Taylor, K. L. 1967. Parasitism of *Sirex noctilio* F. by *Schlettererius cinctipes* (Cresson) (Hymenoptera: Stephanidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 6:13-19.
- Townes, H. 1949. The Nearctic species of the family Stephanidae (Hymenoptera). *Proceedings of the United States Natural Museum* 99(3243):361-370.
- Visitpanich, J. 1994. The Parasitoid wasps of the coffee stem borer, *Xylotrechus quadripes* Chevrolat (Coleoptera, Cerambycidae) in northern Thailand. *Japanese Journal of Entomology* 62(3):597-606.
- Völlger, E. 1994. *Stephanus serrator* (Fabricius, 1798) in Sachsen-Anhalt (Hym., Stephanidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 38(4):276.

CAPÍTULO 25

Superfamilia Trigonalioidea y familia Trigonalidae

D. Carmean

Superfamilia Trigonalioidea

Debido a sus particularidades en morfología externa, y sobre todo a su comportamiento parasitoideo inusual, esta superfamilia no ha podido ser ubicada satisfactoriamente entre las superfamilias de parásitos, y su filogenia ha sido objeto de diversas interpretaciones. Comprende una familia, Trigonalidae, cuya diagnosis y sinopsis se ofrecen abajo.

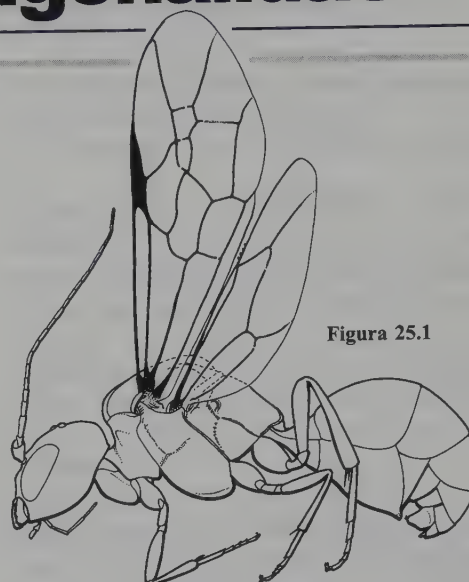


Figura 25.1

Familia Trigonalidae

Diagnosis

Tamaño moderado a grande (5.0 a 13.0 mm de longitud, ala anterior de 5.0 a 14.0 mm de longitud); generalmente amarillas y negro o pardo, o negruzcas. Antena con 15 a 27 segmentos, hembras siempre con un área protuberante ovoide o redondeada con sedas sensorias sobre la parte externa de los segmentos medios, machos algunas veces con *tiloides* (áreas elevadas, sensibles, glabras y alargadas a ovoides) sobre los segmentos medios. Mandíbulas usualmente asimétricas, tres dientes en la izquierda, cuatro en la derecha; palpo maxilar usualmente de 6 segmentos. Pronoto con la esquina superior extendida hacia atrás, más o menos hasta alcanzar la tégula. Ala anterior regularmente con diez celdas cerradas, incluyendo la celda costal. Patas con trocánteres de 2 segmentos; en muchos géneros el segundo segmento del trocánter posterior dividido; tarsos con lóbulos plantares presentes, usualmente largos e hialinos; uñas tarsales divi-

didias. Primer segmento del metasoma cónico con el tergo y esterno no fusionados (Figura 25.1).

Clasificación y distribución

Trigonalidae comprende cerca de 100 especies ubicadas en 16 géneros. La familia es cosmopólita, aunque con la mayor riqueza de especies en las regiones tropicales. Por ejemplo, en Costa Rica hay seis géneros y cerca de 12 especies, en comparación con cuatro especies en toda América al norte de México y sólo una especie en Europa. Trigonalidae se divide en dos subfamilias: Orthogonalinae y Trigonalinae. Trigonalinae se divide en las tribus Nomadinini y Trigonalini (Carmean y Kimsey 1998).

Biología

Todos los trigonálidos en América son hiperparasitoides de Ichneumonoidea endoparásitos y de moscas Tachinidae, o parásitos de larvas de vespídos (Weinstein y Austin 1995;

Smith 1996). La hembra coloca sus huevos en hojas, los cuales sólo eclosionan hasta que son ingeridos por una larva fitófaga de insecto, normalmente una oruga. La larva sólo se desarrollará si esta oruga es parasitada por otro parasitoide, o si es capturada por una avispa Vespidae y llevada al nido. Esta estrategia de parasitismo (ingestión de huevos

del parasitoide) es única en Hymenoptera y unos pocos Tachinidae. Aunque se conoce de huéspedes intermediarios en Lepidoptera y Diptera, los huéspedes definitivos son himenópteros o dípteros endoparasitoides (Ichneumonidae, Braconidae y Tachinidae) o vespídeos (Weinstein y Austin 1991; Carmean y Kimsey 1998).

Clave para los géneros neotropicales de Trigonalidae

- 1 Tiloides no presentes, o hembra: antena filiforme o engrosada 2
- Tiloides presentes: antena filiforme (sólo machos) 8

- 2(1) Palpos maxilares y labiales rudimentarios; antena con 14 flagelómeros *Nomadina*
- Palpos maxilares se extienden más allá de las mandíbulas, labiales normales; antena con 15 -26 flagelómeros 3

- 3(2) Antena con 15-18 (rara vez 19) flagelómeros; metasoma liso, brillante; mesosoma fuertemente rugoso puntuado; trocanter posterior de dos segmentos *Bareogonals*
- Antena con 19-26 flagelómeros; si el metasoma es liso y brillante, entonces el mesosoma no es fuertemente puntuado; trocanter posterior aparentemente de 3 segmentos (el segundo dividido diagonalmente) 4

- 4(3) Tergos y esternos metasomales muy lisos y tenues (pueden estar parcialmente transparentes), los tergos se doblan debajo, intercalándose con los esternos; propodeo areolado-rugoso, cubierto con una trama de líneas; carena alrededor del foramen propodeal gruesa, parcialmente doble, en forma de «U» o medio círculo (imitadores de Ichneumonidae, con las antenas bandeadas. En vista dorsal cabeza y tórax negros con marcas blancas [hembras y machos tenues] o blanco amarillento [machos]; metasoma pardo rojizo, puede tener extensas marcas claras u oscuras) *Orthogonals*
- Tergos y esternos metasomales frecuentemente puntuados, gruesos, los tergos sobrelapan los esternos lateralmente en línea recta, sin esternos que se sobrelapen ventralmente; propodeo puntuado, o liso, algunas veces con líneas concéntricas alrededor del foramen, no cubiertas con una trama de líneas; carena que rodea el foramen propodeal tenue (aunque algunas veces alta) y en forma de V o U (coloración no como arriba) 5

- 5(4) Ojo con pubescencia esparcida visible en especímenes limpios a 30 aumentos. Ojo visto desde abajo con la margen debajo de la mandíbula; propleura y mesopleura amarillas y todo el ala ámbar; en algunas especies el vértice

detrás de los ocelos es plano, hacia atrás forma un ángulo abrupto hacia la carena occipital; foramen propodeal dorsalmente con curva dorsal continua (muy raro) ... *Xanthogonals*

- Ojo no pubescente. Ojo con margen posterior continua con la parte media de la mandíbula (menos comúnmente con el borde posterior de la mandíbula; propleura oscura, mesopleura oscura a oscura con marcas amarillas (excepto algunos *Trigonalys* y *Taeniogonals ornata*, los cuales sólo tienen la mitad anterior del ala ámbar) 6

- 6(5) Antena en forma de huso, propodeo sin marcas amarillas o claras; frente entre las antenas amplia y plana, más ancha que la longitud del primer flagelómero; tiloides ausentes 7
- Antena filiforme; propodeo frecuentemente con marcas amarillas; frente entre las antenas usualmente más estrecha y no plana; tyloides presentes en el macho 8

- 7(6) Alas ámbar o hialinas, no muy oscuras; vértice se curva continuamente hacia la carena occipital (Parasitoides de avispas solitarias o Lepidoptera) *Lycogaster*
- Alas, o parte de éstas, muy oscuras o violáceas; vértice con un ángulo agudo arriba de la carena occipital (parasitoides de avispas sociales) *Seminota*

- 8(1,6) Carena genal no forma una arruga aguda entre la gena y el occipucio, occipucio sin excavación aguda; frente plana o ligeramente angulada entre las antenas, en vista lateral, puntuada sobre el clipeo; gena usualmente estrecha, frecuentemente puntuada, inmediatamente sobre la mandíbula y detrás del tercio inferior del ojo; si hay alguna armadura en la hembra, está sobre el esterno 2; tyloides del macho alargados, usualmente más de la mitad de la longitud del flagelómero *Taeniogonals*
- Carena genal forma una arruga aguda entre la gena y el occipucio cuando se ve desde abajo; occipucio usualmente con una notoria excavación hasta la mandíbula; frente con un ángulo fuerte entre las antenas, en vista lateral, brillante sobre el clipeo y entre las antenas; gena ancha y brillante inmediatamente sobre la mandíbula y detrás del tercio inferior del ojo; armadura de la hembra, si presente, sobre

el esterno 3; tyloides del macho ovales o redondeados, menos de la mitad de la longitud del flagelómero 9

9(8) Carena genal apuntando hacia la carena hipostomal y con una desviación paralela a esta para alcanzar la base mandibular; occipucio sin una notoria excavación cerca

de la mandíbula; sólo se conocen hembras; México

..... **Género A**
- Carena genal se extiende recta hacia la base de la mandíbula; occipucio con una notoria excavación a lo largo de la carena genal hacia la mandíbula; Centroamérica y Sudamérica **Trigonalys**

Sinopsis de la fauna neotropical

Carmean y Kimsey (1998) consideran ocho géneros para la Región Neotropical.

muy cercana en Sudamérica, aunque aparentemente ausente de la mayor parte de Centroamérica.

Bareogonals

Se conoce de unos pocos especímenes, representando una especie, del Estado de Guerrero, México. Se conocen otras cuatro especies de EEUU, Canadá y partes del Viejo Mundo. Todas son de cuerpo robusto y atacan avispas vespinas.

Seminota

Se conocen 5 o 6 especies, todas de Centroamérica y Sudamérica. *Seminota* imita a una de sus especies huésped, *Parachartergus apicalis*, y muchas colecciones se han logrado criando individuos de nidos de avispas.

Lycogaster

Taeniogonals

Dos especies en Centroamérica, una de las cuales se extiende hasta Canadá. Cuatro especies adicionales en Asia. Mímicas de *Brachygastra* (Vespidae).

Siete especies en el Nuevo Mundo (todas neotropicales) con cerca de 30 especies más del Paleotrópico. Una especie, aparentemente *T. gundlachii* (la única de Norteamérica) imita a *Polybia occidentalis* (Vespidae).

Nomadina

Trigonalys

Las cuatro especies de este género están limitadas a la Región Neotropical, desde Costa Rica al norte de Chile. Se han criado de *Agelaia* y *Polybia* (Vespidae).

Un género con 5 especies desde Centroamérica hasta Brasil. Otras 5 especies de África y Asia.

Orthogonalys

Xanthogonals

Género de amplia distribución (con 11 especies) representado por una especie en Norteamérica y una segunda especie

Este género neotropical se conoce de unas tres especies y unos pocos especímenes.

Literatura citada

- Carmean, D. y L. S. Kimsey. 1998. Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family Trigonalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 23:35-76.
- Smith, D. R. 1996. Trigonalidae (Hymenoptera) in the eastern United States: seasonal flight activity, distributions, hosts. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:109-118.
- Weinstein, P. y A. D. Austin. 1991. The host-relationships of

- Trigonalid wasps (Hymenoptera: Trigonalidae), with a review of their biology and catalogue to world species. *Journal of Natural History* 25:399-433.
- Weinstein, P. y A. D. Austin. 1995. Primary parasitism, development and adult biology in the wasp *Taeniogonals venatoria* Riek (Hymenoptera: Trigonalidae). *Australian Journal of Zoology* 43:541-555.

CAPÍTULO 26

Superfamilia Megalyroidea y familia Megalyridae

R. S. Shaw

Superfamilia Megalyroidea

Taxón monotípico, cuya diagnosis se ofrece en la siguiente sección sobre la familia Megalyridae. Como también se señalará más abajo, las relaciones filogenéticas de este taxón no están claras.

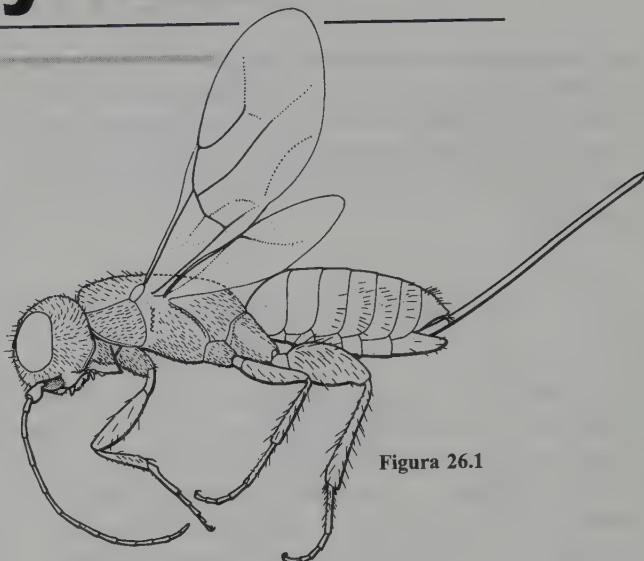


Figura 26.1

Familia Megalyridae

Diagnosis

Cuerpo robusto y cilíndrico, longitud de 2.9 a 4.3 mm (excluyendo el ovipositor); longitud del ala anterior de 2.6 a 3.5 mm; color negro o marrón. Antena con flagelo de 12 segmentos, moderadamente largo y delgado; inserción antenal cerca del clipeo, con escapo que se ajusta dentro de un surco subantenal cóncavo y corre ventralmente a través del espacio malar. Cabeza oval a redonda, algunas veces con carena orbital ocular corriendo a lo largo del borde posterior del ojo; mandíbula robusta, tridentada; palpo maxilar con 4 segmentos; palpo labial con 2 a 3 segmentos. Pronoto lateralmente con espiráculo mesotorácico completamente rodeado por cutícula pronotal; mesoscuto con surco mediano; escultura propodeal que varía desde areolado-rugoso hasta areolado o carenado, con o sin tubérculos en las esquinas

posterolaterales. Ala anterior con dos a cuatro celdas cerradas, celda costal clara y ancha, pterostigma bastante pequeño y algunas veces indistinguible; celda marginal abierta o cerrada; venación del ala posterior muy reducida y con patrón distintivo, con sólo una vena basalmente, Sc+R, la cual se bifurca medialmente en R1, a lo largo de la margen alar, y ventralmente en la vena corta Rs. Fórmula de espolones tibiales 1 : 1 : 1 o 1 : 1 : 2. Metasoma elipsoidal, con el primer segmento más o menos cónico; esternos bien esclerotizados; el ovipositor varía desde corto e inconspicuo hasta más largo que el metasoma; delgado (Figura 26.1).

Filogenia

Shaw (1988, 1990a) estudia la filogenia, clasificación, y biogeografía de las avispas megalíridas en el mundo. La familia Megalyridae se estima como monofilética con base en dos sinapomorfias: el patrón único y reducido de venación del ala anterior, y la posición del espiráculo anterior meso-

somal dentro del pronoto, completamente rodeado por cutícula pronotal. Las relaciones de los Megalyridae con otras familias está en discusión; sin embargo Gibson (1985) presenta evidencia que sugiere que los Ceraphronoidea pueden ser su grupo hermano. El trabajo de Johnson (1988) sostiene el concepto de un infraorden Evaniomorpha, un grupo que comprende los Evanoidea, Trigonalidae, Ceraphronoidea y Megalyridae.

Taxonomía

Los Megalyridae conforman una familia muy pequeña con sólo ocho géneros y 43 especies existentes descritas. Shaw (1988, 1990a) define los límites de la familia Megalyridae. Shaw (1990a) divide la familia en seis tribus, tres de las cuales se encuentran en Sudamérica: Rigelini, Dinapsini y Cryptalyrini.

Biología y distribución

No hay información adecuada sobre la biología de los megalíridos neotropicales; en Australia algunos parasitan larvas o pupas de Coleoptera perforadoras de madera: Bostriidae, Buprestidae y Cerambycidae (Froggatt 1906). Se presume que son idiobiontes ectoparasitoides. Una especie australiana ataca a larvas de avispas Pemphredoninae que nidifican con barro (Crabronidae) (Naumann 1987). Las especies con ovipositores largos aparentemente no tienen la habilidad de horadar a través de madera sólida (como lo hacen algunos Ichneumonidae y Braconidae), simplemente empujan su ovipositor dentro de túneles llenos con material orgánico de desecho y otras cavidades preexistentes. Los ovipositores inusualmente cortos de algunos megalíridos

neotropicales (especies de *Cryptalyra*) indican que los usan con otros hospederos.

La familia Megalyridae es de distribución, en su mayor parte, gondwánica y sudasiática, y se encuentra en Sudamérica, Australia, Nueva Caledonia, Sudáfrica, y Madagascar. En Asia un género se encuentra en Borneo y las Filipinas, y otro en Malasia, Tailandia y Taiwán. La riqueza más grande de especies la tiene Australia, donde varias especies están adaptadas a condiciones áridas, tales como bosques de *Eucalyptus* y *Acacia* achaparrada (Shaw 1990a, 1990b). En el Neotrópico, la familia es muy rara y está representada por sólo cuatro especies en tres géneros relictuales (Shaw 1987, 1988, 2003) *Cryptalyra plaumanni* de Nueva Teutonia, Brasil; *Cryptalyra colombiana* de Caquetá, Colombia; *Neodinapsis peckorum* de Cautín, Chile; y *Rigel chilensis* de Las Cruces, Chile.

Importancia económica

La mayoría de las especies megalíridas son bastante raras y no se consideran de importancia económica. La principal excepción la representan algunas especies de *Megalyra* que parasitan escarabajos plaga del género *Phoracantha* en madera de *Eucalyptus* (Shaw 1990b).

Árboles de *Eucalyptus* han sido llevados en grandes cantidades desde Australia a muchas partes del mundo como árboles ornamentales y árboles maderables. En algunas áreas, como Sudáfrica y el sur de California, los barrenadores del género *Phoracantha* han sido accidentalmente introducidos y establecidos como plagas. Especies de *Megalyra* han sido fortuitamente introducidas a Sudáfrica (Gess 1964), donde parecen haberse establecido como parasitoides benéficos de *Phoracantha*. Los megalíridos han sido considerados agentes de control biológico para su posible introducción en California.

Clave para las especies neotropicales de Megalyridae

Modificada de Shaw 1987

- | | |
|---|---|
| <p>1 Cabeza con carena presente debajo y detrás del ojo, desde el surco subantenal hasta detrás de la cima del ojo; ala anterior con Rs completa y esclerotizada hasta el margen del ala <i>Neodinapsis peckorum</i></p> <p>- Cabeza sin carena detrás del ojo; ala anterior con Rs incompleta apicalmente, no esclerotizada hasta el margen del ala 2</p> <p>2(1) Antena corta y compacta; ovipositor más corto que el metasoma; <i>Cryptalyra</i> 3</p> | <p>- Antena larga y delgada; ovipositor más largo que el metasoma <i>Rigel chilensis</i></p> <p>3(2) Cuerpo negro, de más de 4 mm; cabeza con grandes foveas redondas; propodeo sin tubérculos; Colombia ... <i>C. colombiana</i></p> <p>- Cuerpo café, menos de 3 mm; cabeza lisa, con solo pequeños puntos; propodeo con tubérculos sobre las esquinas posterolaterales; Brasil <i>C. plaumanni</i></p> |
|---|---|

Literatura citada

- Froggat, W. W. 1906. Notes on the hymenopterous genus *Megalyra* Westwood, with description of new species. *Proceedings of the Linnean Society N.S.W.* 31:399-407.
- Gess, F. W. 1964. The discovery of a parasite of the *Phoracanta* beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in the Western Cape. *Journal of Entomological Society of South Africa* 27:152.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro-and mesothoracic characters important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-443.
- Johnson, N. F. 1988. Mid coxal articulations and the phylogeny of the order Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81:870-881.
- Naumann, I. D. 1987. A new megalyrid (Hymenoptera: Megalyridae) parasitic on a sphecoid wasp in Australia. *Australian Journal of Zoology* 26:215-222.
- Shaw, S. R. 1987. Three new megalyrids from South America (Hymenoptera: Megalyridae). *Psyche* 94:189-199.
- Shaw, S. R. 1988. *Carminator*, a new genus of Megalyridae (Hymenoptera) from the Oriental and Australian Regions, with a commentary on the definition of the family. *Systematic Entomology* 13:101-113.
- Shaw, S. R. 1990a. Phylogeny and biogeography of the parasitoid wasp family Megalyridae (Hymenoptera). *Journal of Biogeography* 17:569-581.
- Shaw, S. R. 1990b. A taxonomic revision of the long-tailed wasps of the genus *Megalyra* Westwood (Hymenoptera: Megalyridae). *Invertebrate Taxonomy* 3:1005-1052.
- Shaw, S. R. 2003. A new *Cryptalyra* species from Colombia (Hymenoptera: Megalyridae). *Zootaxa* 248:1-4.

CAPÍTULO 27

Superfamilia Ichneumonoidea

M. J. Sharkey y D. B. Wahl

Diagnosis

Mandíbulas usualmente con dos dientes. Antenas muy raramente geniculadas, clavadas o serradas y generalmente con más de 11 segmentos. Venas C y R de las alas anteriores fusionadas de tal modo que la celda costal está ausente, al menos apicalmente (Figuras 27.2a y 27.3a). Trocántelo presente (Figuras 27.2b y 27.3b). Primer esterno metasomal con una porción anterior muy esclerotizada y una posterior membranosa (Figuras 27.2c y 27.3c). Ovipositor casi siempre expuesto y con frecuencia largo (Figuras 27.2d y 27.3d).



Figura 27.1

Filogenia

Sharkey y Wahl (1992) discutieron tanto el estatus como los límites de la superfamilia Ichneumonoidea. En la actualidad está ampliamente aceptado que Braconidae + Ichneumonidae conforman un grupo monofilético basado principalmente en la fusión parcial de las venas C y R del ala anterior (Figuras 27.2a y 27.3a) y en la presencia de dos áreas diferenciadas, una anterior fuertemente esclerotizada y una posterior membranosa (Figuras 27.2c y 27.3c), en el primer tergo metasomal. Estas autoapomorfias, entre otras, son mencionadas en los estudios de Mason (1981), Sharkey y Wahl (1992), Dowton y Austin (1994), Belshaw *et al.* (1998) y Sharkey y Roy (2002).

Taxonomía

Dentro de Ichneumonoidea son reconocidas únicamente dos familias: Braconidae e Ichneumonidae; aunque en varios trabajos han sido incluidas otras familias, Townes (1969) y Carlson (1979) incluyeron la familia Stephanidae, pero según Sharkey y Wahl (1992) este grupo no posee ninguna de las autoapomorfias que definen a Ichneumonoidea y no existe evidencia que sugiera que es su grupo hermano. La subfamilia paleártica de Ichneumonidae, Paxylommatinae, ha sido tratada como una subfamilia de Braconidae (van Achterberg 1976) o como una familia aparte, Paxylommatidae (Mason 1981). En su trabajo, Mason demostró que este taxón no puede ser considerado parte de Braconidae y

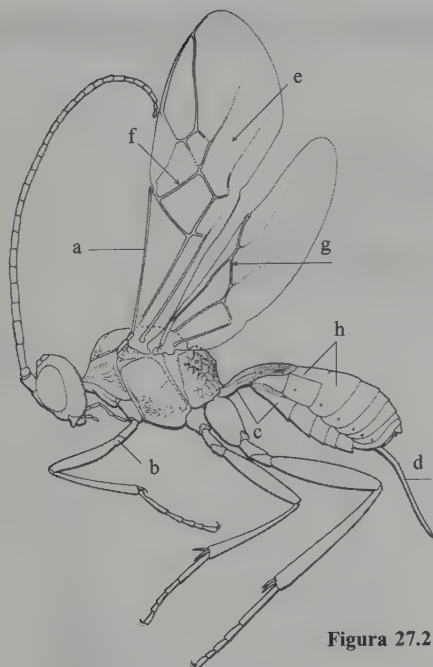


Figura 27.2

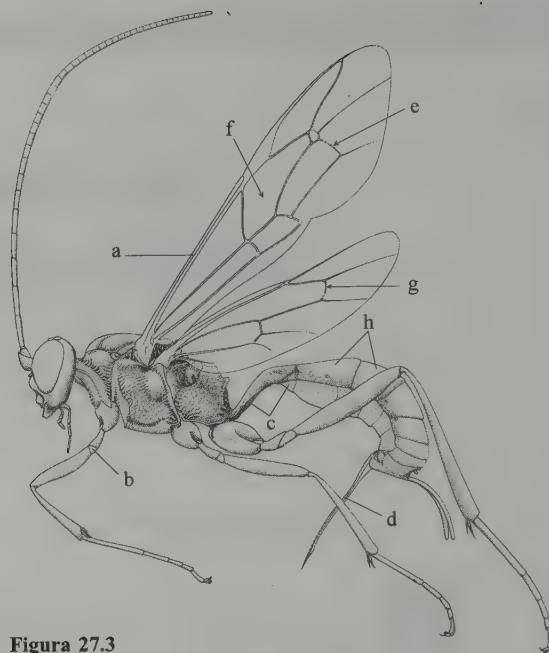


Figura 27.3

actualmente se acepta que Paxylommatinae forma parte de Ichneumonidae (Rasnitsyn 1980; Gauld 1984; Yu *et al.* 2005). Algunos autores, como Mason (1971), le concedieron a la subfamilia de icneumónidos Agriotypinae —presente en el Viejo Mundo— el estatus de familia, haciendo énfasis en ciertas características especializadas. Sin embargo, no existen evidencias concluyentes que lleven a considerarla algo más que un grupo derivado de Ichneumonidae (Bennett 2001). Los braconidos de la subfamilia Aphidiinae son consi-

derados con frecuencia como una familia; no obstante, una de las principales autoapomorfias de Braconidae, la fusión de los tergos metasomales 2 y 3, está presente en este grupo, aunque dicha fusión es débil y se presenta recurvamiento de los tergos. La subfamilia de braconidos Apozyginae fue descrita originalmente como una familia (Mason 1978) pero es más apropiado considerarla un grupo de braconidos ciclóstomos. Para una discusión detallada tanto de estos taxa como del registro fósil, ver Sharkey y Wahl (1992).

Tabla 27.1 Principales diferencias entre un Ichneumonidae y un Braconidae típicos.

Braconidae	Ichneumonidae
Alas anteriores con la vena 2m-cu ausente (Figura 27.2e).	Alas anteriores con la vena 2m-cu presente (Figura 27.3e).
Alas anteriores con la vena Rs + M presente (Figura 27.2f), de modo que las celdas 1M y 1R1 se encuentran casi siempre separadas.	Alas anteriores con la vena Rs + M ausente, de modo que se forma una celda compuesta 1M+1R1 (Figura 27.3f).
Alas posteriores con la vena 1r-m basal a la separación de las venas R1 y Rs (Figura 27.2g).	Alas posteriores con la vena 1r-m opuesta o apical a la separación de las venas R1 y Rs (Figura 27.3g).
Tergos metasomales 2 y 3 fusionados, de modo que el segundo tergito aparenta tener dos espiráculos (Figura 27.2h).	Tergos metasomales 2 y 3 usualmente separados por una sutura flexible (Figura 27.3h).

Biología y distribución

La mayoría de los miembros de las dos familias son parasitoides, aunque algunos estudios muestran que la fitofagia se ha desarrollado independientemente en varios grupos de Braconidae (ver Capítulo 29) y en unos pocos de Ichneumonidae (ver Capítulo 28). La siguiente es sólo una introducción a las principales características de la biología de Ichneumonoidea. Para una síntesis de la literatura al respecto, el lector puede remitirse a Clausen (1940), Askew (1971), Gauld (1984, 1991), Gauld y Bolton (1988), Godfray (1994), Hanson y Gauld (1995), Quicke (1997) y a cualquiera de los libros de texto sobre control biológico (DeBach 1964; Huffaker y Messenger 1976; Vinson 1976; Vinson y Iwatsch 1980) que proveen excelente información acerca de las interacciones parasitoide-hospedero.

Muchos icneumonoideos parasitan larvas y pupas de insectos holometábolos, excluyendo Megaloptera, Siphonaptera y Strepsiptera. Los miembros de la familia Ichneumonidae están casi completamente restringidos a los estadios inmaduros de Holometabola (unos pocos Ichneumonidae utilizan pseudoescorpiones, arañas adultas o sus sacos de huevos (ver Capítulo 28), mientras que los Braconidae parasitan ninfas de Hemimetabola (Homoptera, Heteroptera, Isoptera y Psocoptera). No se conocen casos de braconidos que ataquen arañas o sus huevos. Unos pocos braconidos parasitan coleópteros e himenópteros adultos. A diferencia de los microhimenoptera, los icneumonoideos nunca son parasitoides de huevos individuales, aunque muchos braconidos y unos pocos icneumónidos son parasitoides huevolarva, que depositan su huevo en el huevo hospedero pero consumen a este último en el estadio larval. El parasitismo de «Symphyta» es bastante común en Ichneumonidae, habiendo surgido separadamente en varias ocasiones. Dentro de Braconidae, sólo algunos miembros de Ichneutinae son parasitoides de moscas sierra. El parasitismo gregario es más común en braconidos que en icneumónidos. En contraste, el hiperparasitismo a través de Tachinidae (Diptera) y otros icneumónidos es común en Ichneumonidae y nunca observado en Braconidae.

Para Ichneumonoidea el ectoparasitismo es la condición primitiva entre las estrategias parasitoides y es común en braconidos e icneumónidos. El endoparasitismo evolucionó independientemente en varios linajes tanto de Braconidae como de Ichneumonidae y es una estrategia común y difundida en las dos familias. Aunque el desarrollarse en el interior de la víctima concede ciertas ventajas, los huevos de los icneumonoideos están sujetos al ataque por parte del sistema inmune del hospedero. Dentro de la superfamilia se ha desarrollado una considerable variedad de estrategias para contrarrestar dicho ataque, incluida la inyección de segmentos virales en el momento de la oviposición. La asociación con segmentos virales se ha desarrollado una vez entre los braconidos y está presente en todos los miembros del grupo de subfamilias microgastroide, rico en especies (Whitfield 2002; Whitfield y Asgari 2003). Los miembros de Ichneumonidae han desarrollado segmentos virales independientemente y no se sabe a ciencia cierta si tal característica apareció más de una vez en el interior de esta familia. Estos segmentos virales controlan las reacciones inmunes del hospedero (Edson *et al.* 1981; Stoltz y Whitfield 1992).

Los icneumonoideos tienen miembros idiobiontes y koinobiontes (Askew y Shaw 1986). Los koinobiontes usualmente son endoparasitoides mientras que muchos idiobiontes son ectoparasitoides (ver las secciones sobre biología en los Capítulos 28 y 29 para más información acerca de estas categorías).

El desarrollo larval consta de 5 estadios y la larva madura es vermiforme y ápada, semejante a la larva de Aculeata. Alrededor de las partes bucales se observan varias áreas fuertemente esclerotizadas que son de gran valor taxonómico. Los restos de la muda de la larva madura son retenidos en el capullo del parasitoide o en los restos del hospedero si no se teje un capullo, junto con el meconio larval y los restos de la pupa. Las estructuras cefálicas de las larvas pueden ser estudiadas haciendo montajes de los restos de las mudas en láminas de microscopio (Wahl 1984, 1989). Cuando los parasitoides han sido criados, tanto el capullo como su contenido deben ser conservados siempre, ya que ambos poseen características diagnósticas e información filogenética importantes.

Clave para las familias neotropicales de Ichneumonoidea

La siguiente clave está basada en la presentada por Wahl y Sharkey (1993), con adaptaciones a la fauna neotropical de Ichneumonoidea. Incluye tanto formas aladas como ápteras, estas últimas poco comunes en la superfamilia, y formas atípicas que son colectadas con poca frecuencia. Un Ichneumonidae y un Braconidae típicos pueden ser diferenciados fácilmente mediante las características de la Tabla 27.1.

- 1 Alas completamente desarrolladas 2
- Alas ausentes o reducidas (de modo que presentan a lo sumo una vena) 6
- 2(1) Vena 2m-cu de las alas anteriores presente, algunas veces inconspicua (Figuras 27.4, 27.5) 3
- Vena 2m-cu de las alas anteriores ausente (Figuras 27.6,

- 27.7 y 27.8) 4
- 3(2) Vena 1r-m de las alas posteriores corta la vena R apicalmente al punto donde esta se divide en Rs y R1 (Figuras 27.9) **Ichneumonidae**
- Vena 1r-m de las alas posteriores corta la vena R basalmente en el punto donde se divide en Rs y R1 (similar a la Figura 27.12) (*Apozyx*) **Braconidae**
- 4(2) Vena 1r-m de las alas posteriores presente (Figuras 27.9 y 27.12) 5
- Vena 1r-m de las alas posteriores ausente o espectral (Figuras 27.10, 27.11 y 27.13) 6
- 5(4) Vena 1r-m de las alas posteriores corta la vena R apicalmente al punto donde esta se divide en Rs y R1 (Figura 27.9) **Ichneumonidae**
- Vena 1r-m de las alas posteriores corta la vena R basalmente o en el punto donde se divide en Rs y R1 (Figura 27.12) **Braconidae**
- 6(4) Tergos metasomales 2 y 3 fusionados (puede presentarse una línea o surco, pero los tergos 2+3 forman un sintergo) (Figuras 27.14) (algunos Aphidiinae y Doryctinae) **Braconidae**
- Tergos metasomales 2 y 3 no fusionados (Figura 27.15) (*Neorhacodes* y *Ophionellus*) **Ichneumonidae**
- 7(1) Mandíbulas con sus extremos no tocándose al estar cerradas y con más de 2 dientes (Figura 27.16) (Alysiinae) **Braconidae**
- Mandíbulas tocándose al estar cerradas y con 2 dientes (Figura 27.17) 8
- 8(7) Mandíbulas y clipeo separados por un espacio oval o semicircular, superficie anterior del labro cóncava y expuesta, labro usualmente sin setas en su parte media (Figura 27.18) **Braconidae**
- Espacio entre las mandíbulas y el clipeo transversal o ausente (Figura 27.17); si el labro está expuesto es plano y frecuentemente presenta setas en su parte media **Ichneumonidae**

Figura 27.4

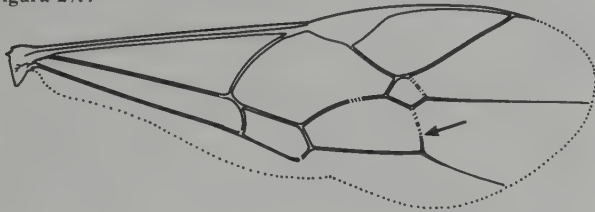


Figura 27.5

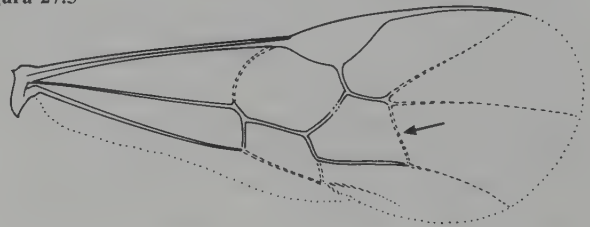


Figura 27.6

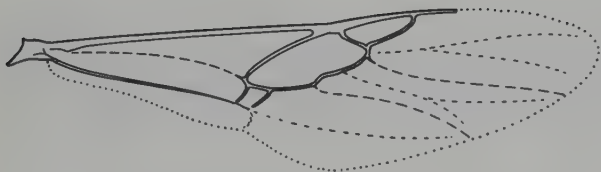


Figura 27.7

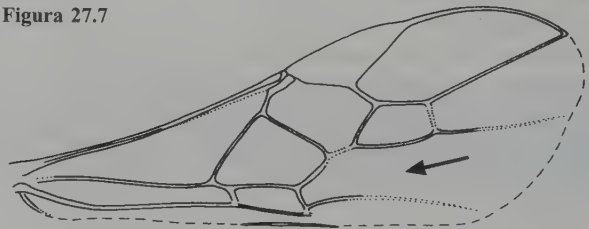


Figura 27.8

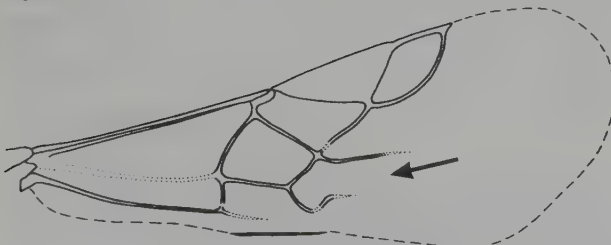


Figura 27.9

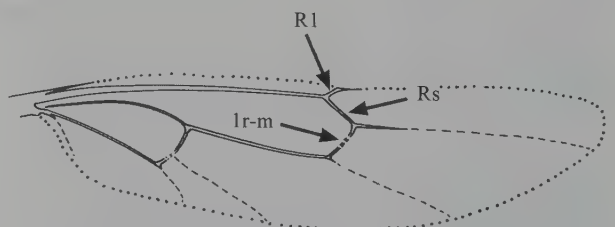


Figura 27.10

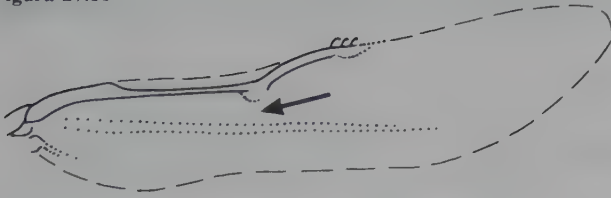


Figura 27.11

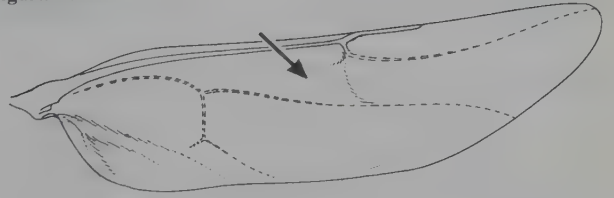


Figura 27.12

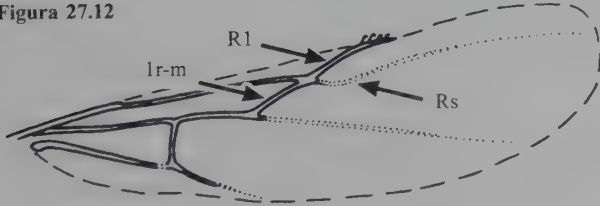


Figura 27.13

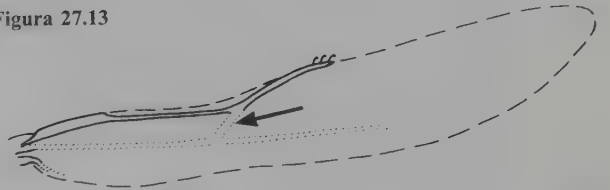


Figura 27.14

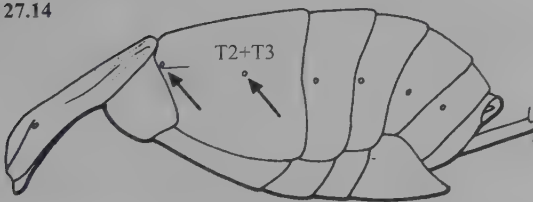


Figura 27.15

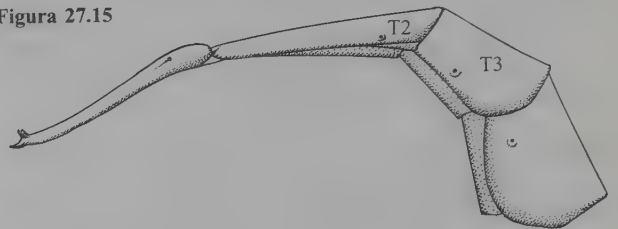


Figura 27.16

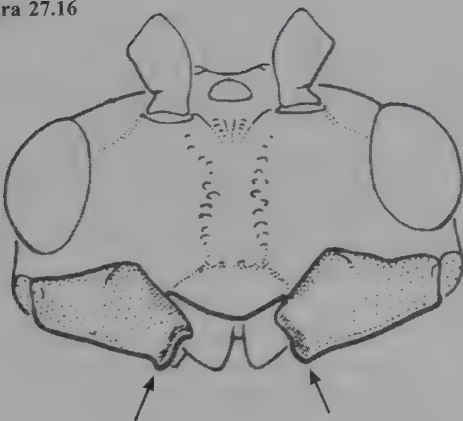


Figura 27.17

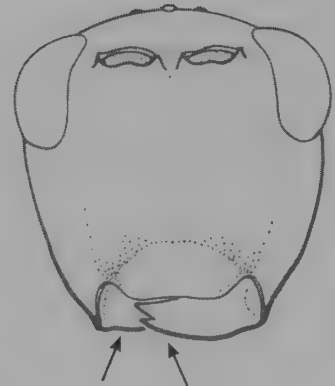
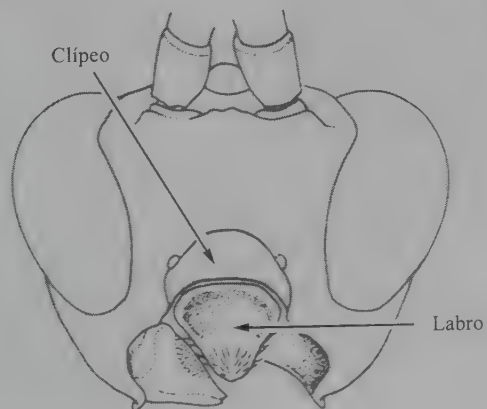


Figura 27.18



Literatura citada

- Achterberg, C., van. 1976. A preliminary key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 119:33-78.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. Heinemann, London.
- Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264, en: Waage J. y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- Belshaw, R., M. Fitton, E. Herniou, C. Gimeno, D. Quicke, J. Schulte, J. R. Macey, A. Larson y T. J. Papenfuss. 1998. A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology* 23:109-123.
- Bennett, A. M. R. 2001. Phylogeny of Agriotypinae (Hymenoptera: Ichneumonidae), with comments on the subfamily relationships of the basal Ichneumonidae. *Systematic Entomology* 26:329-356.
- Carlson, R. W. 1979. Family Ichneumonidae, pp. 315-740, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B.D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Smithsonian Institution, Washington D. C.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill, New York.
- DeBach, P. 1964. *Biological control of insect pests and weeds*. Chapman & Hall, Reinhold, New York.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91:9911-9915.
- Edson, K. M., S. B. Vinson, D. B. Stoltz y M. D. Summers. 1981. Virus in a parasitoid wasp: suppression of cellular immune response in the parasitoid's host. *Science* 211:582-583.
- Gauld, I. D. 1984. *An introduction to the Ichneumonidae of Australia*. British Museum (Natural History), London, England.
- Gauld, I. D. 1991. The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 47:1-589.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press and British Museum, Oxford.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hanson, P. E. e I. D. Gauld 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Huffaker, C. B. y P. S. Messenger. 1976. *Theory and practice of biological control*. Academic Press, New York.
- Mason, W. R. M. 1971. An Indian *Agriotypus* (Hymenoptera: Agriotypidae). *The Canadian Entomologist* 103:1521-1524.
- Mason, W. R. M. 1978. A new genus, species and family of Hymenoptera (Ichneumonoidea) from Chile. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 80:606-610.
- Mason, W. R. M. 1981. Paxylommatidae: the correct family-group name for *Hybrizon* Fallén (Hymenoptera: Ichneumonoidea), with figures of unusual antennal sensilla. *The Canadian Entomologist* 113:433-439.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman y Hall, London.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. Origin and evolution of hymenopterous insects. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 174:1-191.
- Sharkey, M. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Sharkey, M. J. y A. Roy. 2002. Phylogeny of the Hymenoptera: a reanalysis of the Ronquist *et al.* (1999) reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31:57-66.
- Stoltz, D. B. y J. B. Whitfield. 1992. Viruses and virus-like entities in the parasitic Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:125-139.
- Townes, H. K. 1969. The genera of Ichneumonidae. Part 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 11:1-300.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21:109-133.
- Vinson, S. B. y G. F. Iwantsch. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Quarterly Review of Entomology* 25:397-419.
- Wahl, D. B. 1984. An improved method for preparing exuviae of parasitic Hymenoptera. *Entomological News* 95:227-228.
- Wahl, D. B. 1989. Further notes on preparing exuviae of parasitic Hymenoptera. *Entomological News* 100:181-182.
- Whitfield, J. B. 2002. Estimating the age of the polydnavirus-braconid wasp symbiosis. *PNAS* 99:7508-7513.
- Whitfield, J. B. y S. Asgari. 2003. Virus or not? Phylogenetics of polydnaviruses and their wasp carriers. *Journal of Insect Physiology* 49:397-405.
- Yu, D. S., C. van Achterberg y K. Horstmann. 2005. *Taxapad Ichneumonoidea*. Vancouver, Canada. (URL: www.Taxapad.com).

Familia Ichneumonidae

E. E. Palacio y D. B. Wahl

Introducción

Las avispas parasitoides de la familia Ichneumonidae conforman uno de los grupos de seres vivos más diversos del planeta y constituyen posiblemente la familia más grande del reino animal (Porter 1980). Se han descrito casi 22.000 especies de ichneumonídeos (Yu y Horstmann 1997), pero se estima que existen al menos 100.000 (Gauld *et al.* 2002a). Debido a la abundancia de especies, a su amplia distribución, a sus particularidades biológicas y a su importancia potencial en el control de plagas, estos insectos han sido estudiados intensivamente por lo que existe gran cantidad de publicaciones disponibles con datos acerca de ellos (Clausen 1940; Gupta y Gupta 1991). Sin embargo, en las regiones tropicales, particularmente de América, donde cada vez se hace más evidente que la magnitud de la fauna de Ichneumonidae ha sido subestimada (Gauld *et al.* 2002a), estas avispas aún permanecen poco conocidas tanto desde el punto de vista sistemático como biológico (Townes y Townes 1966; Townes 1969; Gauld 1991). La publicación de revisiones taxonómicas globales del grupo es escasa. Townes y Townes (1966) efectuaron un admirable esfuerzo al intentar catalogar las especies neotropicales, pero hicieron notar que este trabajo era muy incompleto debido tanto al considerable número de nuevas especies reconocidas —pero no descritas formalmente en las diferentes subfamilias— como a la gran cantidad de especies que esperan ser descubiertas. Townes y Townes ofrecieron también en su trabajo una clave para las subfamilias, tribus y géneros incluidos en el catálogo; pero la ausencia de ilustraciones y la utilización de varios términos mor-



Figura 28.1

fológicos poco comunes la hicieron difícil de utilizar a personas sin experiencia taxonómica en el grupo. Posteriormente Townes (1969-1971) publicó un monumental trabajo en 4 volúmenes, en el que presentó una clave profusamente ilustrada para las categorías supraespecíficas del mundo (excluyendo Ichneumoninae). Este trabajo se ha convertido en la base para muchos estudios taxonómicos posteriores; aún hoy es imprescindible para cualquier interesado en la taxonomía de Ichneumonidae, y consulta obligada en la identificación de muchos géneros. Infortunadamente, en dicho trabajo Townes adoptó un sistema idiosincrásico de nomenclatura para establecer los nombres de las subfamilias (Gauld 1995), lo que generó discrepancias con otros autores y la existencia de varios nombres para un mismo taxón. Desde esa época hasta la actualidad han ocurrido también importantes cambios en cuanto al número de subfamilias, el status de varias tribus y la posición de muchos géneros dentro de ellas (Townes y Townes 1978; Eggleton 1989; Wahl 1986, 1988, 1990, 1993b, c; Fitton y Gauld 1976, 1978; Gauld

1976, 1983, 1984a, 1991, 2000; Porter, 1998; Wahl y Gauld 1998; Sime y Wahl 2002). El número de géneros y especies que han sido descritos en los últimos 30 años es considerable y aunque se han efectuado varios trabajos parciales con la fauna de Ichneumonidae en el Neotrópico (por ejemplo Barron 1978; Dasch 1974; Díaz 2000; Gauld 1988a, 1991, 1997, 2000; Gauld *et al.* 1998, 2002a; Porter 1967a, b, 1970a, b, c, 1971, 1973, 1985a, b, 1987, 1998; Sime y Wahl 2002; Sääksjarvi *et al.* 2003; Kasparyan *et al.* 2003), el grupo aún permanece virtualmente desconocido en esta región.

Diagnosis

Mandíbulas usualmente con 2 dientes, aunque en algunas especies ha ocurrido un incremento o reducción secundarios a tres o cuatro dientes, o uno sólo respectivamente. Alas anteriores con la vena 2m-cu presente (Figura 27.3e) y con las celdas 1M y 1R1 confluentes por la ausencia de la vena Rs + M, de modo que se forma una celda compuesta (Figura 27.3e). Alas posteriores con la vena 1r-m opuesta o apical a la separación de las venas R1 y Rs (Figura 27.3g). Tergos

metasomales 2 y 3 casi siempre separados por una sutura flexible (Figura 27.3h).

Filogenia

Aunque Ichneumonidae es un grupo monofilético claramente definido (Sharkey y Wahl 1992), la gran diversidad tanto morfológica como comportamental del grupo se ha visto acompañada por la presencia de un número apreciable de homoplasias que dificultan la obtención de una filogenia estable y propicia a una visión comprehensiva de las relaciones de parentesco entre las diferentes subfamilias. A esto se suma el hecho de que, a medida que son reconocidos más grupos monofiléticos, el número de subfamilias continúa en incremento (Wahl y Gauld 1998). En la actualidad, muchos autores reconocen que dentro de Ichneumonidae algunas subfamilias pueden ser organizadas en tres grupos con una monofilia sustentable. Así, el grupo **Ophioniforme** estaría conformado por Ctenopelmatinae, Banchinae, Tersilochinae, Tatogastrinae, Ophioninae, Anomaloninae, Cremastinae y Campopleginae (Figura 28.2 A) (Wahl 1991); el grupo **Ichneumoniforme** incluiría a Labeninae, Agriotypinae, Brachycyrtinae, Cryptinae y Ichneumoninae (Figura 28.2 B) (Wahl 1993b; Wahl y Gauld 1998); el grupo **Pimpliforme** incluiría a Acaenitinae, Diacritinae, Cyloceriinae, Diplazontinae, Orthocentrinae, Pimplinae, Rhyssinae y Poemeniinae (Figura 28.2 C) (Wahl y Gauld 1998).

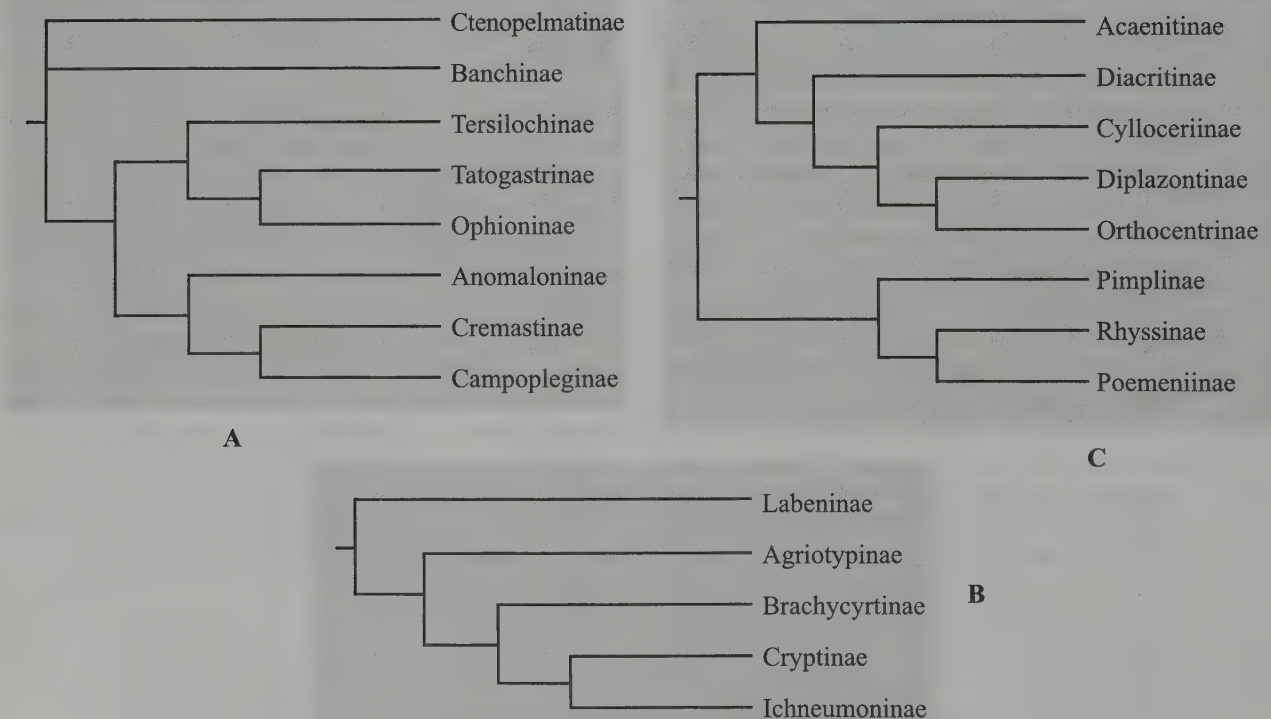


Figura 28.2 Filogenias de los grupos de subfamilias actualmente reconocidos como monofiléticos: A. Grupo Ophioniforme (Wahl 1991); B. Grupo Ichneumoniforme (Wahl 1993b; Wahl y Gauld 1998); C. Grupo Pimpliforme (Wahl y Gauld 1998).

pinæ (no neotropical), Brachycyrtinae, Cryptinae e Ichneumoninae (Figura 28.2B) (Wahl 1993c; Wahl y Gauld 1998), seguramente también Pedunculinae (ver Gauld 2000) y posiblemente Xoridinae (ver Bennett 2001), mientras que el grupo **Pimpliforme** reuniría a Acaenitinae, Diacritinae (no neotropical), Cylocerinae, Diplazontinae, Orthocentrinae, Pimplinae, Rhyssinae y Poemeniinae (Figura 28.2C) (Wahl y Gauld 1998). Sin embargo, las afinidades de las subfamilias no incluidas en ellos permanecen inciertas y las relaciones de estos tres grupos entre sí aún no se conocen con claridad (Wahl y Gauld 1998). Aunque se han efectuado algunos estudios filogenéticos con el intento de abarcar a los ichneumonídeos en un contexto más general (Belshaw *et al.* 1998; Quicke *et al.* 2000) los resultados obtenidos demuestran que es necesario contar con un cúmulo mayor de información tanto molecular como comportamental y morfológica. La exploración de nuevos caracteres en varios estudios morfológicos y filogenéticos (por ejemplo Wahl 1993; Quicke *et al.* 1994) ha llevado al descubrimiento de estructuras que pueden tener una considerable importancia filogenética (Wahl y Gauld 1998), como el orificio salivar de las larvas maduras (Wahl 1993b) y el reborde longitudinal en el canal de los huevos del ovipositor de las hembras (Quicke *et al.* 1994), pudiendo ser de gran utilidad en estudios futuros.

Taxonomía

Las 100.000 o más especies vivientes con que cuenta Ichneumonidae están agrupadas dentro de más de 1.400 géneros (ver Wahl 1993a; Yu y Horstmann 1997; Gauld 2000) y 37 subfamilias (Gauld *et al.* 2002a). En el Neotrópico, donde el número de especies es desconocido, están presentes 30 subfamilias y se conocen hasta el momento 465 géneros (ver Capítulo 99). Yu y Horstmann (1997) registran un total de 2.896 especies válidas para el Neotrópico, una cifra que asciende a 3.616 (teniendo en cuenta sinonimias) si solo agregamos las especies recientemente descritas para Costa Rica en las subfamilias Ctenopelmatinae, Lycorininae, Phrudinae y Tryphoninae (Gauld 1997), Anomaloninae (Gauld y Bradshaw 1997), Diplazontinae (Gauld y Hanson 1997), Pimplinae (Gauld *et al.* 1998), Brachycyrtinae (Gauld y Ward 2000), Oxytorinae (Gauld y Mallet 2000), Cremastinae y Labeninae (Gauld 2000) y Banchinae y Metopiinae (Gauld *et al.* 2002a). Porter (1980) consideraba que sólo un 10% de las especies neotropicales están descritas, y estimó que los ichneumonídeos cuentan con más de 20.000 especies en esta región. Más recientemente, Gauld *et al.* (2002a), basados en los resultados de las colectas recientes en Costa Rica, sugirieron que la fauna neotropical de Ichneumonidae puede superar las 35.000 especies. Los nombres de algunas subfamilias y el status de ciertas tribus han sufrido cambios

significativos desde los trabajos de Townes (1969-1971). En el Cuadro 28.1 se presenta una síntesis de las subfamilias neotropicales, en la que se relacionan los cambios más importantes.

Biología

La gran mayoría de ichneumonídeos son insectos de hábitos parasitoides, término que se utiliza para distinguir a los parásitos típicos de aquellos organismos que son parásitos sólo durante sus estadios inmaduros y que generalmente causan la muerte de sus hospederos (Clausen 1940; Vinson 1985; Eggleton y Belshaw 1992). Las larvas de Ichneumonidae se desarrollan mientras se alimentan interna (endoparasitoides) o externamente (ectoparasitoides) de artrópodos que sirven como hospederos, y generalmente atacan los estadios inmaduros de insectos holometábolos (Clausen 1940; Askew 1971; Gauld 1995). Algunas veces también son atacados los insectos adultos y con menos frecuencia los sacos de huevos de algunos arácnidos o los adultos mismos (Townes y Townes 1960; Askew 1971; Austin 1985). Prácticamente todos los ichneumonídeos son insectos carnívoros durante sus estadios larvales (Gauld 1995). La fitofagia obligada se conoce, hasta el momento, sólo en las especies del género australiano *Poecilocryptus* (Labeninae) que son inquilinas de insectos formadores de agallas (Short 1978) y se conoce un caso de fitofagia facultativa de agallas en una especie de *Calliephialtes* (Pimplinae) en Costa Rica (Nishida en Gauld *et al.* 2002b); se sabe también que las especies del género *Grotea* (Labeninae), las cuales son parasitoides de larvas de himenópteros aculeados, pueden aprovechar ocasionalmente las provisiones de polen de los nidos (Janvier 1967).

Entre los insectos holometábolos que sirven como hospederos se cuentan los órdenes Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera, Diptera, e Hymenoptera (Clausen 1940; Gauld 1987). Los lepidópteros y los coleópteros constituyen los hospederos predilectos de los ichneumonídeos; ya que al parecer sólo cuatro de las subfamilias con biología conocida presentes en el neotrópico (Brachycyrtinae, Diplazontinae, Neorhacodinae y Orthocentrinae) no incluyen estos dos órdenes dentro de su rango de hospederos (Clausen 1940; Gauld 1997; Gauld y Ward 2000). Entre los himenópteros utilizados como hospederos por ichneumonídeos que son parasitoides primarios se destacan los «Symphyta» (Thompson 1957; Gauld 1997), aunque también se conocen casos de parasitismo en nidos de Sphecidae por parte de Neorhacodinae (Townes 1970b; Carlson 1979) y sobre abejas solitarias por parte de miembros de la tribu Groteini (Labeninae; Gauld 2000). Algunos miembros de la subfamilia Pimplinae (complejo de géneros *Polysphincta*), ciertas

Cuadro 28.1 Sinopsis de las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae.

1	Acaenitinae. 1 género en el Neotrópico, <i>Arotes</i> Gravenhorst.
2	Anomaloninae. (=Anomalinae de Townes, Theriinae de Dasch). 19 géneros en el Neotrópico. 1. Anomalonini (= Anomalini de Townes) 2. Gravenhorstiini (incluye Theriini y Podogastrini de Townes)
3	Banchinae. 31 géneros en el Neotrópico. 1. Atrophini (=Lissonotini de Townes) 2. Banchini 3. Glyptini
4	Brachycyrtinae (=Brachycyrtini de Townes, en parte). 1 género <i>Brachycyrtus</i> Kriechbaumer.
5	Campopleginae (=Porizontinae de Townes). 21 géneros en el Neotrópico.
6	Cremastinae. 13 géneros en el Neotrópico.
7	Cryptinae (=Gelinae de Townes, Phygadeuontinae de otros autores). 133 géneros en el Neotrópico. 1. Clasini (=Claseinae de Porter, antes en Labiinae de Townes,) 2. Cryptini (=Mesostenini de otros autores) 3. Hemigastrini (=Echthrini de Townes) 4. Phygadeuontini (=Gelini de Townes)
8	Ctenopelmatinae. (Scolobatinae de Townes). 23 géneros en el Neotrópico. 1. Euryproctini 2. Perilissini 3. Pionini 4. Scolobatini
9	Cylloceriinae. (Parte de Microleptinae de Townes). 1 género, <i>Cylloceria</i> Schiødt.
10	Diplazontinae. 10 géneros en el Neotrópico.
11	Eucerotinae. 2 géneros en el Neotrópico.
12.	Ichneumoninae. 88 géneros en el Neotrópico. 1. Alomyini (=Heterischini de Townes y Phaeogenini de otros autores) 2. Heresiarchini (=Ichneumonini de Townes, Protichneumonini y Trogini de otros autores) 3. Ichneumonini (=Joppini de Townes) 4. Ischnojoppini 5. Listrodromini 6. Oedicephalini (=Notosemini de Townes) 7. Platylabini (=Pristicerotini de Townes)

Cuadro 28.1 Sinopsis de las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae (continuación).

13	Labeninae (=Labiinae de Townes). 8 géneros en el Neotrópico. 1. Groteini (=Labiini de Townes) 2. Labenini 3. Poecilocryptini (parte de Brachycyrtinae de Townes) 4. Xenothyriini
14	Lycorininae . 1 género, <i>Lycorina</i> Holmgren.
15	Mesochorinae . 5 géneros en el Neotrópico.
16	Metopiinae . 11 géneros en el Neotrópico.
17	Neorhacodinae (Parte de Banchinae de Townes). 2 géneros.
18	Ophioninae . 13 géneros en el Neotrópico.
19	Orthocentrinae (Parte de Microleptinae de Townes). 16 géneros en el Neotrópico.
20	Oxytorinae (Parte de Microleptinae de Townes). 1 género, <i>Oxytorus</i> Förster
21	Pedunculinae (Parte de Brachycyrtinae de Wahl). 1 género en el Neotrópico, <i>Pedunculus</i> Townes.
22	Phrudinae . 2 géneros Neotrópicales.
23	Pimplinae (=Ephialtinae de Townes). 30 géneros en el Neotrópico. 1. Ephialtini (=Pimplini, Polysphinctini y Theroniini de Townes). 2. Pimplini (=Ephialtini de Townes)
24	Poemeniinae . (Poemeniini de Townes y Gauld). 2 géneros en el Neotrópico. 1. Rodrigamini. 2. Poemeniini (Poemeniini de Townes).
25	Rhyssinae (=Rhyssini de Townes). 2 géneros en el Neotrópico.
26	Stilbopinae (Parte de Banchinae de Townes). 2 géneros en el Neotrópico.
27	Tatogastrinae (Parte de Microleptinae de Townes). Una especie de Chile, <i>Tatogaster nigra</i> (Townes).
28	Tersilochinae . 5 géneros en el Neotrópico.
29	Tryphoninae . 18 géneros en el Neotrópico. 1. Oedemopsini (parte de Eclytini de Townes) 2. Phytodietini 3. Sphinctini 4. Tryphonini
30	Xoridinae . 2 géneros en el Neotrópico.

especies de Cryptinae, y posiblemente también alguna de Brachycyrtinae, depositan sus huevos en el cuerpo de arañas (principalmente Araneae), en sus sacos ovígeros, o en los dos lugares simultáneamente (Clausen 1940; Townes y Townes 1960; Austin 1985). En unas pocas especies de Cryptinae se ha registrado parasitismo en sacos ovígeros de Pseudoscorpionida (Askew 1971). Las especies que parasitan sacos ovígeros pueden ser consideradas depredadores más que parasitoides, ya que la larva en desarrollo no se alimenta de un solo hospedero sino que consume de manera sistemática una sucesión de huevos (Townes 1958; Gauld 1995). Aunque muchas subfamilias están restringidas a un orden de insectos en particular, los casos de especificidad parasitoide-hospedero son relativamente poco comunes dentro de Ichneumonidae (Gauld 1995). Ciertas especies de algunas subfamilias como Pimplinae pueden presentar rangos de hospederos muy amplios, como ocurre con *Ito-plectis conquisitor*, una especie muy común de Pimplinae que se extiende desde Canadá hasta Ecuador y que ha sido

criado en 38 géneros distintos de varias familias de Lepidoptera y de un género de Cerambycidae (Coleoptera) (Porter 1980), además de ser también un hiperparasitoide de varios géneros de Ichneumonidae y Braconidae (Townes y Townes 1960). La gran mayoría de las especies de Ichneumonidae son solitarias: en cada individuo hospedero se desarrolla solamente una larva de avispa; sin embargo, también se presentan casos de gregarismo, especialmente en algunas especies de Pimplinae (Fitton *et al.* 1988; Shaw 1999).

Dentro de Ichneumonidae se observan dos estrategias de vida fundamentalmente diferentes (Gauld 1987). Una es la estrategia idiobionte, que se presenta en las especies que paralizan permanentemente a sus hospederos, evitando que continúen su desarrollo después de haber sido parasitados. La otra es la estrategia koinobionte, en la que el parasitoide paraliza temporalmente a la víctima, permitiéndole continuar su crecimiento y eliminándola sólo cuando ha alcanzado un tamaño o estadio de desarrollo predeterminado (Askew y Shaw 1986). A partir de dichas estrategias, algunos autores

Tabla 28.1 Principales diferencias entre los parasitoides idiobiontes y koinobiontes (modificado de Gauld y Hanson 1995 y Quicke 1997).

Idiobiontes	Koinobiontes
El desarrollo del hospedero es interrumpido en el momento de la oviposición	El hospedero continua su desarrollo después de la oviposición
Tienden a ser ectoparasitoides	Tienden a ser endoparasitoides
Los adultos con frecuencia son longevos	Los adultos con frecuencia son de vida breve
Los adultos generalmente se alimentan de los hospederos	Los adultos generalmente no se alimentan de los hospederos
Se presenta ovisorción por parte de la hembra parasitoide	No se presenta ovisorción por parte de la hembra parasitoide
Los huevos son grandes (sinovigénicos)	Los huevos con frecuencia son pequeños (proovigénicos)
Las hembras portan pocos huevos maduros al mismo tiempo en sus ovarios	Las hembras portan varios huevos maduros al mismo tiempo en sus ovarios
Los adultos son en su mayoría de hábitos diurnos	Los adultos presentan hábitos diurnos y nocturnos
El rango de hospederos es grande, algunas veces son atacados varios órdenes distintos (generalistas)	El rango de hospederos con frecuencia es estrecho, rara vez es atacado más de un orden (especialistas)
Los hospederos están enclaustrados o escondidos, o están protegidos por cutículas gruesas	Los hospederos usualmente están expuestos, poco protegidos o bien protegidos en substratos efímeros
Los hospederos atacados son de mayor tamaño que el parasitoide	Los hospederos atacados frecuentemente son de menor tamaño que el parasitoide.
Las mayores diferencias entre las especies tienden a presentarse en características de tipo morfológico que capacitan a los adultos para ganar acceso a los hospederos con su ovipositor.	Las mayores diferencias entre las especies tienden a presentarse en características de tipo fisiológico que permiten a las larvas contrarrestar las defensas inmunológicas de los hospederos
La hembra parasitoide puede escoger el tipo de huevos (fertilizados o no fertilizados) que coloca dependiendo del tamaño del hospedero.	La hembra parasitoide deposita huevos fertilizados y no fertilizados que no están correlacionados con el tamaño del hospedero
El dimorfismo sexual frecuentemente es pronunciado	El dimorfismo sexual es poco pronunciado o no existe
Las larvas usualmente son de desarrollo rápido	Las larvas presentan desarrollo lento o interrumpido temporalmente

(por ejemplo Gauld 1987, 1988b; Hanson y Gauld 1995; Quicke 1997) han hecho generalizaciones de tipo morfológico, biológico y fisiológico que en algunos casos resultan útiles para predecir ciertas características de la historia natural de un grupo en particular (Tabla 28.1). En general, existe una cierta uniformidad biológica en cuanto a las estrategias idiobionte y koinobionte al interior de las subfamilias de Ichneumonidae, siendo Pimplinae e Ichneumoninae, en su orden, las excepciones más notables (Gauld 1987, 1988b). Así, muchas de las subfamilias de ichneumonídeos pueden ser consideradas esencialmente idiobiontes, como ocurre con Brachycyrtinae, Cryptinae, Labeninae, Rhyssinae, Xoridinae, y posiblemente Poemeniinae; o esencialmente koinobiontes como es el caso de Anomaloninae, Campopleginae, Cremastinae, Ctenopelmatinae, Diplazontinae, Mesochorinae, Metopiinae, Orthocentrinae.

Un fenómeno común dentro de Ichneumonidae es el hiperparasitismo o parasitismo secundario. Los casos más sobresalientes se presentan en las subfamilias Mesochorinae y Eucerotinae, que se han especializado en este estilo de vida (Varley 1964; Wahl 1993c). Las especies de Mesochorinae son hiperparasitoides de ichneumonoideos endo o ectoparasitoides y menos frecuentemente de Tachinidae (Diptera) y se conoce sólo un registro de parasitismo primario en Lepidoptera (Wahl 1993c). Los miembros de Eucerotinae son exclusivamente hiperparasitoides de Ichneumonoidea (Barron 1976); los huevos son depositados en la superficie de las hojas de plantas frecuentadas por el hospedero secundario (una larva de lepidóptero o un sínfito) y el primer instar larval, de tipo planidio, se adhiere a dicho hospedero. Posteriormente la larva de Eucerotinae parasita al hospedero primario, un Campopleginae o un Banchinae por ejemplo, si este se encuentra ya en el hospedero secundario (Varley 1964).

Al igual que en otros grupos de parasitoides, es poco lo que se conoce acerca del comportamiento reproductivo y el apareamiento de los ichneumonídeos. En muchos casos los machos emergen antes que las hembras (Clausen 1940; Gauld 1995). En las especies de la subfamilia Rhyssinae los machos se congregan alrededor de troncos de árboles en los que las hembras de su especie están a punto de emerger y algunos establecen territorios que defienden de otros machos (Eggleton 1990). Townes y Townes (1959) comentan haber observado en varias ocasiones machos de varios géneros de Metopiinae agrupados en los extremos de las hojas, formando una especie de enjambre primitivo de apareamiento, a la espera del arribo de las hembras. Estos «enjambres» han sido observados también en algunas especies de Orthocentrinae, Tersilochinae y Diplazontinae en regiones templadas (Gauld 1995); agrupaciones similares han sido vistas en machos de *Joppidium* (Cryptinae) en Costa Rica (Gauld 1991) y en *Pimpla caerulea* (Pimplinae) en Colombia. Dicho comportamiento sugiere que las hembras

liberan algún tipo de feromona (Gordh y Hedrickson 1976). El apareamiento es relativamente breve y ha sido observado en muy pocas ocasiones. Se cree que las hembras de muchas especies copulan sólo una vez (Gordh y Hedrickson 1976; Gauld *et al.* 2002a) pero algunas lo hacen repetidamente (Mathur 1967). Los machos por su parte pueden aparearse con muchas hembras (Slovák 1986).

El proceso de oviposición por parte de las hembras de Ichneumonidae tiene una duración variable, dependiendo de las características biológicas de cada especie. En las formas idiobiontes con largos oviposidores, como Rhyssinae y muchos Labeninae que parasitan hospederos que se ocultan en el interior de troncos, este proceso es bastante prolongado ya que las hembras deben penetrar con su ovipositor profundidades considerables y es durante esta etapa cuando la hembra resulta más vulnerable al ataque de depredadores. En *Megarhyssa atrata*, por ejemplo, dicha penetración puede ser de hasta 14 centímetros (Nenon *et al.* 1997; Le Lannic y Nenon 1999). En contraste, las especies koinobiontes, que usualmente presentan oviposidores comparativamente más cortos, generalmente efectúan la oviposición con mucha rapidez (Gauld 1997). Debido a que en estas especies el ovipositor es insertado rápidamente en hospederos, que por lo general son más pequeños que el parasitoide, la víctima en ocasiones puede ser atravesada de lado a lado (Gauld 1997).

Los huevos de los ichneumonídeos también difieren dependiendo de la estrategia parasitoide de las hembras. En las especies idiobiontes generalmente se observan sólo unos pocos huevos maduros en los oviductos de las hembras y dichos huevos se caracterizan por ser grandes y ricos en yema (sinovigénicos). En las especies koinobiontes los ovarios de las hembras presentan numerosos huevos maduros de tamaño pequeño y pobres en yema (proovigénicos) (Gauld 1988b). Después de haber sido depositados en el hospedero, los huevos de muchos ichneumonídeos experimentan un incremento notable de tamaño, particularmente en las formas koinobiontes (Gauld 1995). El volumen de los huevos de *Perilissus coccinellae* (Ctenopelmatinae), por ejemplo, puede incrementarse hasta un 100% antes de la eclosión del primer instar larval (Gauld 1995).

El desarrollo larval en Ichneumonidae normalmente consta de cinco instares, aunque en ciertos casos este número puede reducirse a cuatro en algunos Cremastinae (Giraldo-Vanegas y García 1992) o tres en Anomaloninae (Clausen 1940). El primer instar de muchas especies tiene una forma ahusada o caudada, con una cápsula cefálica bien desarrollada, antenas conspicuas y mandíbulas notablemente esclerotizadas (Short 1978; Wahl 1986, 1990). En las formas ectoparasitoides, la cutícula puede estar bastante esclerotizada y presentar setas conspicuas (Kasparyan 1981). Los estadios larvales subsiguientes se hacen progresivamente más himenopteriformes en la gran mayoría de las especies (Gauld 1995).

Muchos koinobiontes que matan a su hospedero cuando este alcanza su último instar larval dentro de la recámara pupal, elaboran un capullo sedoso como mecanismo de protección (Slovák 1984) y que puede ser bastante denso en especies que experimentan diapausa (Donovan 1991). Los ichneumonídeos que empupan dentro de la pupa de sus hospederos (como Anomaloninae, Metopiinae e Ichneumoninae) generalmente tejen un capullo más rudimentario, similar al elaborado por muchos idiobiontes como los Rhyssinae, que atacan hospederos profundamente protegidos en troncos (Gauld 1995). Algunos Campopleginae como *Cryptophion* spp., son inusuales en cuanto a que matan a su oruga hospedera en la planta de la que se alimenta antes de que se desarrolle completamente (Gauld y Janzen 1994). En una situación expuesta como esta, el capullo del ichneumonídeo es extremadamente vulnerable al ataque de depredadores o hiperparasitoides y por lo tanto los campopleginos han adoptado una variedad de estrategias para proteger sus capullos. *Cryptophion* elabora sus capullos escondidos bajo los restos de la larva hospedera, mientras que algunas especies de *Hyposoter* de regiones templadas del norte construyen un capullo falso (Finlayson 1966). Otras especies mantienen sus capullos separados de la superficie de la hoja o se aseguran de poder hacerlo. Los de *Charops* por ejemplo, están suspendidos de la planta por medio de un largo pedicelo, y los de *Bathyplectes* y algunos *Phobocampe* tienen la capacidad de «saltar» para liberarse del sustrato (Gauld y Bolton 1988). Muchas especies poseen capullos negros moteados de blanco que semejan excrementos de aves (Gauld 1995). Este último tipo de capullo es una estrategia, al parecer desarrollada también en idiobiontes endoparasitoides, pues se ha observado en algunas especies de *Zonopimpla* (Pimplinae) en Colombia.

El tiempo transcurrido entre la emergencia como adulto de la hembra y su primera oviposición (periodo de preoviposición) es variable entre las diferentes subfamilias y parece estar determinado principalmente por las características de los huevos (Gauld 1995). Las hembras de especies que producen huevos sinovigénicos necesitan pasar más tiempo alimentándose para poder desarrollarlos; por lo tanto, el periodo de preoviposición tiende a ser más largo en estas especies que en las que producen huevos proovigénicos. En muchos Pimplinae idiobiontes y en ciertas especies del ichneumonino del género *Phaeogenes* (Ichneumoninae), por ejemplo, el periodo de preoviposición puede estar entre 10 y 19 días, mientras que la hembra de *Nemeritis canescens* (Campopleginae), un koinobionte, puede ovipositar en el mismo día de su emergencia (Clausen 1940).

Las especies con periodos de preoviposición largos tienden a ser más longevas y por lo tanto requieren de fuentes de alimento adicionales al néctar y polen que usualmente consumen los ichneumonídeos adultos (Gauld 1995). Dichas fuentes adicionales son, por lo general, los hospederos mis-

mos que frecuentemente mueren como consecuencia de la depredación por parte de la hembra parasitoide; de hecho, en las especies que tienen este hábito, la mortalidad de hospederos debida a la depredación es algunas veces significativamente mayor que la ocasionada por el parasitismo (Jervis y Kidd 1986).

La tendencia general en Ichneumonidae es que las hembras sean de mayor tamaño que los machos, aunque el dimorfismo sexual no es muy pronunciado (Gauld y Fitton 1987). Las diferencias entre machos y hembras son más notables en las especies idiobiontes, que usualmente colocan los huevos de machos en hospederos pequeños y los de hembras en hospederos más grandes (Townes 1958; Aubert 1969). Por ejemplo, en las especies de *Dolichomitus* y *Calliephialtes* (Pimplinae), que son idiobiontes ectoparasitoides, los machos son inusualmente alargados y esbeltos en comparación con las hembras. En contraste, las hembras de muchas especies de Pimplinae que son koinobiontes ectoparasitoides de arañas (complejo de géneros *Polysphincta*), se diferencian de los machos básicamente por la presencia del ovipositor. En algunos casos el dimorfismo no sólo se manifiesta entre sexos sino también al interior de estos, como consecuencia del tipo de hospederos o de factores ambientales. Los ichneumonídeos que son capaces de parasitar un amplio rango de hospederos pueden atacar organismos que varían considerablemente en tamaño. Como consecuencia, muchas especies (como en el caso de Pimplinae y Rhyssinae), muestran diferencias de tamaño intraespecíficas muy marcadas (Gauld 1984b). El tamaño de las hembras de *Pimpla brithys*, *P. caerulea*, *P. flavipennis* y *P. platysma* (Pimplinae), por ejemplo, puede oscilar entre los 6 mm y los 4 cm.

Los ichneumonídeos poseen una amplia variedad de estrategias defensivas en contra de los depredadores. Algunos están provistos de procesos cuticulares que pueden ofrecer protección física. Este es el caso de algunas especies de *Certonotus* (Labeninae) las cuales tienen espinas en el pronoto, propodeo y metanoto, y de muchas especies de Pimplinae asociadas con arañas provistas de un reborde occipital que protege la membrana cervical de los ataques de asílidos (Diptera) (Gauld 1991). Las especies de los géneros de Pimplinae, *Neotheronia* y *Xanthopimpla*, tienen garras tarsales grandes, provistas de un saco de veneno interno, que posiblemente funcionan como una especie de «colmillo venenoso» (Townes 1940). Las especies con ovipositores relativamente cortos como las de los géneros *Netelia* (Tryphoninae), *Ophion*, *Enicospilus*, (Ophioninae) *Carinodes* y *Joppa* (Ichneumoninae) son capaces de aguijonear y producir una picadura relativamente dolorosa (Carlson 1979; Gauld 1995); algunas de estas especies presentan coloraciones aposemáticas. Unas pocas especies, principalmente de los géneros *Pimpla*, *Apechthis* (Pimplinae), *Exochus* (Metopiinae) y algunos Cryptinae, emiten un olor penetrante o pestilente cuando son atrapadas, lo cual,

según Gauld (1995) puede servir como estrategia para persuadir a los depredadores.

En las especies de tamaño mediano a grande de la tribu Cryptini (Cryptinae) se observan con frecuencia coloraciones con bandas mezcladas de blanco y negro, una adaptación que los hace difíciles de enfocar, al menos para el ojo humano, cuando vuelan a través del mosaico de luz y oscuridad de la vegetación (Gauld 1995). Muchas especies son imitadoras Mullerianas y Batesianas de avispas aculeadas agresivas (Gauld 1991; Evans 1966, 1968) y en América tropical se ha detectado la existencia de numerosos complejos miméticos que involucran a varias especies de Ichneumonidae (Porter 1970c; West-Eberhard *et al.* 1995). Se pueden observar especies (por ejemplo las del Pimplino *Dolichomitus*) que presentan bandas negras y amarillas, o pardas y amarillas, semejando avispas polistinas. Otras como *Rhynchophion* sp. (Ophioninae) presentan coloraciones azul metálico con alas violeta o anaranjadas y vuelan en forma similar a las especies de *Pepsis* (Pompilidae) (Gauld 1988a, 1995). Algunos Cryptini sacuden las alas de manera semejante a los pompilidos y con frecuencia son confundidos con estos mientras caminan por el suelo o la vegetación (Gauld 1995). En Colombia se ha observado que algunas especies de *Apechthis*, *Dolichomitus*, *Calliephialtes*, *Iseropus*, *Itopectis*, *Neotheronia* y *Pimpla* (Pimplinae: Pimplini) exhiben patrones de coloración muy similares a los de algunos véspidos (*Agelaia multipicta* y *Myschocyttarus* sp.) que ocurren en su mismo hábitat y se han detectado al menos dos complejos más que involucran a otras especies. Ciertas especies de Pimplinae del grupo de géneros *Camptotypus* son notablemente similares a los braconidos de la subfamilias Agathidinae, Braconinae y Doryctinae en los patrones de color y la estructura corporal (Fitton *et al.* 1988); de hecho, los dos grupos son casi imposibles de diferenciar a simple vista. La coloración de estos braconidos al parecer es de tipo aposemático y está asociada con la presencia de glándulas secretoras de sustancias que los hacen desagradables a los depredadores (Quicke *et al.* 1997).

Algunos autores han sugerido que la riqueza de especies de Ichneumonidae tiende a ser mayor en latitudes templadas y frías que en los trópicos (Janzen 1973; Janzen y Pond 1975; Rathcke y Price 1976). Dicho fenómeno se conoce como «diversidad anómala» y han sido publicados estudios en los que se proponen varias explicaciones, como la hipótesis de fragmentación de recursos (Janzen 1973; Janzen y Pond 1975), la hipótesis de la depredación (Rathcke y Price 1976), la competencia interfilética (Eggleton y Gaston 1990) y la hipótesis del «hospedero sucio» (Gauld *et al.* 1992). En general dichas hipótesis sugieren que, en los trópicos, los grupos koinobiontes son más pobres en especies que los grupos idiobiontes, debido a que en los primeros la tendencia a ser especialistas y atacar hospederos expuestos provistos de toxinas es mucho más marcada. Sin embargo, los estudios

taxonómicos efectuados recientemente en Costa Rica (Gauld 1997; Gauld 2000; Gauld *et al.* 2002a) y las colectas realizadas en Perú (Sääksjärvi, comunicación personal) y Colombia evidencian que la riqueza de la fauna de América tropical ha sido notablemente subestimada. En grupos eminentemente koinobiontes como Banchinae y Metopiinae, por ejemplo, se ha encontrado que la riqueza de especies es significativamente mayor en Costa Rica que en toda Norteamérica, si se tiene en cuenta el área geográfica de las dos regiones (Gauld *et al.* 2002a).

En la Tabla 28.2 se presenta una síntesis de las principales estrategias biológicas exhibidas o que posiblemente son exhibidas por las subfamilias de Ichneumonidae presentes en el Neotrópico. La biología de algunas subfamilias se desconoce por completo y en algunos casos la información disponible hasta el momento proviene de estudios efectuados con especies de otras regiones del mundo.

Importancia económica

El potencial de los ichneumonidos como agentes de control biológico se hace evidente si tenemos en cuenta que las formas inmaduras de insectos holometábolos fitófagos, los hospederos más frecuentes de Ichneumonidae, se cuentan entre las plagas de cultivos más importantes del mundo (Dent 2000). Tal potencial se ve incrementado, en teoría, por la enorme riqueza de especies de este grupo de parasitoides, la cual ofrece un recurso casi inagotable de entidades controladoras. Sin embargo, a pesar de su riqueza y abundancia en muchos hábitats, las especies de Ichneumonidae que han sido utilizadas con éxito en programas de control biológico son relativamente pocas en comparación con otras familias de parasitoides como Braconidae y Encyrtidae (Greathead 1986).

Según Gauld (1991), existen tres aspectos relacionados con la ecología de los adultos que explican el éxito limitado de este grupo de parasitoides en control biológico. Primero, una considerable proporción de los ichneumonidos tropicales es idiobionte y en consecuencia su rango de hospederos es generalmente amplio; para efectos de control biológico, con frecuencia sólo se utilizan especies de parasitoides que tiendan a ser altamente específicas, a fin de evitar ataques sobre organismos que no son el blanco. Segundo, los ichneumonidos adultos generalmente requieren una provisión diaria de agua que usualmente obtienen del rocío que se acumula en el follaje de los bosques (Townes 1958). Debido a que los agroecosistemas se caracterizan por ser áreas abiertas y frecuentemente secas, el número de especies de Ichneumonidae asociados a ellos es relativamente bajo. Tercero, los estudios de biocontrol con parasitoides en ocasiones subestiman el potencial de los ichneumonidos ya que

Tabla 28.2 Características biológicas generales de las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae.

SUBFAMILIA	Estrategia de vida utilizada por el Parasitoide				Situación en la que se desarrolla el Parasitoide		Situación en la que se desarrolla el Hospedero			Estado del Hospedero en el que se realiza la Oviposición				Estado del Hospedero del cual emerge el Parasitoide Adulto				Referencias
	F	D	K	I	Ec	En	E	PP	MP	H	L	P	A	H	L	P	A	
Acaenitinae			X			X			X ^a ?			X		?	?	?	?	1, 32
Anomaloniinae			X			X	X	X	x			X				X		16
Banchinae			X			X		X	x			X				X		9, 15, 36
Brachycyrtinae	x	x		X	X			x	X		x	X		x		X		5, 32
Campopleginae			X			X	x	X	x			X				X		24, 37
Cremastinae			X			X	x	X				X				X		15
Cryptinae		x	x	X	X	x	x	X	x		x	X		x		X		15, 20, 23, 25
Ctenopelmatinae			X			X	X	X			x	X				X		16, 27, 28
Cyllocerinae			X			X	?	?		?	?	?	?	?	?	?	?	37, 40
Diplazontinae			X			X	X	X			X	X				X		16, 29, 30
Eucerotinae			X			X	X	X			X ^b ?			?	?	?	?	40
Ichneumoninae			X	x		X		X			X	x				X		21, 22
Labeninae				X	X				X		X	x			X	x		13, 35
Lycoriniinae			X ^c ?			X		X			X ^d ?			?	?	?	?	8, 16, 32
Mesochorinae			X			X	X	X			X ^e					X ^f		2, 7, 41
Metopiinae			X			X		X			X					X		5, 34
Neorhacodinae			X			X		X			X ^g ?			?	?	?	?	33
Ophioninae			X			X	X	X			X				X	X		14
Orthocentrinae			X			X		X			X				X			15, 37
Oxytorinae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	15
Pedunculinae ^h				?	?	?			?		?				?			17
Phrudinae			X			X	X	X			X				X			6, 11, 16
Pimplinae	x	X	x	X	X	X	X	X	X	x ^t	X	X	x	x		X	x	10, 12, 18, 19, 35
Poemeniinae ⁱ				x [?]	X [?]		X [?]	X [?]	X [?]	X [?]	X [?]			X [?]				2, 35
Rhyssinae				X	X			X			X				X			4, 35
Stilbopinae			X			X		X			X					X		40
Tatogastrinae ^j	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	40
Tersilochinae			X			X	X	X			X					X		5, 15, 26
Tryphoninae			X			X	X	X			X					X		16
Xoridinae				X	X				X		X	X	x		X	x	x	3, 12

F = Fitófago; D = Depredador de huevos; K = Koimobionte; I = Idiobionte; Ec = Ectoparasitoide; En = Endoparasitoide; E = Hóspeder expuesto; PP = Hóspeder poco protegido; MP = Hóspeder muy protegido; H = Huevo; L = Larva; P = Pupa; A = Adulto. ^a Parasitoide de hospederos horadadores, que generalmente están en situaciones muy protegidas. ^b Hiperparasitoide, usualmente atacan larvas del hospedero parasitoide. ^c Endoparasitoide de hospederos poco protegidos, lo más probable es que sea koimobionte. ^d Obtenidos en pralidos en rollos de hojas, seguramente larvas. ^e Hiperparasitoide de Ichneumonoides o dípteros. ^f Emergen cuando el hospedero primario está en estadio de pupa y aún no ha sido eliminado por el hospedero parasitoide. ^g Parasitoide de Sphecidae, posiblemente atacan las larvas. ^h La estrecha relación filogenética con Brachycyrtinae sugiere que pueden ser idiobiontes ectoparasitoide de hospedero protegidos. ⁱ Muchas especies son cleptoparasitoide. ^j La estrecha relación filogenética con Ophioninae sugiere que pueden ser koimobiontes endoparasitoide de hospederos expuestos. ^k Aunque existe sólo un caso confirmado de fitofagia facultativa, es probable que este hábito se presente en especies asociadas a hospederos en agallas. X = más frecuente; x = menos frecuente. Referencias: 1. Aubert 1969; 2. Carlson 1979; 3. Chrystal y Skinner 1931; 4. Chrystal y Skinner 1932; 5. Clausen 1940; 6. Cushman 1940; 7. Dasch 1971; 8. Finlayson 1976; 9. Fitton *et al.* 1988; 10. Fitton *et al.* 1988; 11. Franz 1958; 12. Gaud 1984b; 13. Gaud 1986; 14. Gaud 1988a; 15. Gaud 1995; 16. Gaud 1997; 17. Gaud 2000; 18. Gaud *et al.* 1998; 19. Gaud *et al.* 2002a; 20. Gupta y Gupta 1983; 21. Heinrich 1960; 22. Hinz 1983; 23. Janvier 1967; 24. Jernan y Gaud 1988; 25. Kerrich 1969; 26. Parker *et al.* 1950; 27. Pschorn-Walcher 1967; 28. Pschorn-Walcher y Zinnert 1971; 29. Rotheray 1981; 30. Rotheray 1990; 31. Shaw y Wahl 1989; 32. Short 1978; 33. Townes y Townes 1959; 35. Townes y Townes 1960; 36. Townes y Townes 1978; 37. Wahl 1986; 38. Wahl 1987; 39. Wahl 1990; 40. Wahl 1993a; 41. Wahl 1993c.

frecuentemente se centran en evaluar especies que atacan huevos o larvas, y muchas de las especies de Ichneumonidae presentes en agroecosistemas tropicales atacan prepupas y pupas, un estadio de desarrollo de los hospederos que es observado con mucha menos frecuencia en el campo. A lo anterior se suma el hecho de que varias especies son hiperparasitoides facultativos y pueden afectar directamente la actividad de parasitoides primarios utilizados con éxito en programas de control (LaSalle 1993; Wahl 1993c).

A pesar de estos factores limitantes, algunas subfamilias, principalmente koinobiontes con rangos de hospederos mucho más estrechos que los de los idiobiontes, han demostrado ser bastante efectivas. Este es el caso de Campopleginae y Cremastinae, que son las dos subfamilias de Ichneumonidae económicamente más importantes (Gauld 1995). *Bathyplectes curculionis* (Campopleginae), importado desde Italia, ha contribuido materialmente al control de la plaga de la alfalfa, *Hypera variabilis*, en Estados Unidos (Clausen 1940). Desde Centroamérica han sido introducidas a los Estados Unidos *Microcharops anticarsiae* (Campopleginae) y *Eiphosoma vitticolle* (Cremastinae) para el control de los Noctuidae *Anticarsia gemmatilis* y *Spodoptera frugiperda* respectivamente (Gupta 1988; Ashley *et al.* 1982). Recientemente se ha evaluado la introducción en el Neotrópico de especies de *Diadegma* (Campopleginae) para el control de la polilla *Plutella Xylostella* (Yponomeutidae) (Monnerat *et al.* 2002), considerada la principal plaga de plantas

crucíferas en el mundo (Talekar y Shelton 1993; Okine *et al.* 1996); en Norteamérica, las especies de *Diadegma*, especialmente *D. insulare*, han mostrado tener un éxito de hasta el 80% en el control de dicho lepidóptero (Xu *et al.* 2001). *Mesoleius tenthredinis* (Ctenopelmatinae), otro koinobionte, fue importado a Canadá desde Inglaterra y ha sido responsable de gran parte del control del sínfito *Lygaeonematus erichsoni* (Clausen 1940). Otra subfamilia koinobionte de gran interés para programas de control biológico es Tersilochinae, ya que sus hospederos son casi siempre larvas de Curculionidae y Chrysomelidae, dos familias de coleoptera que son plagas de gran importancia económica (Wahl 1993a). Debido a su abundancia y riqueza en los bosques, los ichneumonídeos aparecen como un grupo muy prometedor en silvicultura tropical (Hanson y Gauld 1995). A medida que el desarrollo de este campo se haga más importante en el Neotrópico, surgirán problemas con plagas de insectos y el papel de los ichneumonídeos como controladores se hará cada vez más significativo (Gauld *et al.* 2002a).

La importancia económica de Ichneumonidae puede ser vista desde otra perspectiva cuando la hembra parasitoide ataca hospederos adultos, ya que en algunos casos estos últimos pueden ser controladores de plagas. Actualmente se evalúa en Colombia el efecto nocivo del parasitismo de una especie de *Polysphincta* (Pimplinae) sobre arañas del género *Alpaida* (Araneidae), controladoras de la chinche de los pastos (Sabogal, comunicación personal).

Clave para las subfamilias neotropicales de Ichneumonidae

La clave propuesta aquí se basa en la presentada por Wahl (1993a), adaptada para la Región Neotropical y con modificaciones que incluyen los recientes cambios nomenclaturales ocurridos a nivel de subfamilias. Aunque puede ser utilizada tanto en hembras como en machos, en muchos casos es recomendable contar con hembras para lograr una correcta determinación de los especímenes.

- 1 Vena 2m-cu del ala anterior espectral o ausente. Venación alar algunas veces reducida o desvanecida (Figuras 28.3 y 28.4) 2
- Vena 2m-cu del ala anterior tubular al menos en parte. Venación alar completa (Figura 28.5) 3

- 2(1) Primer segmento metasomal casi tan largo como ancho apicalmente, en vista dorsal (Figuras 28.6 y 28.8). Metasoma deprimido dorsoventralmente; segmentos 3 y 4 más anchos que altos (Figura 28.10). Ojos con sus márgenes internos paralelos ventralmente (Figura 28.12) **Neorhacodinae**

- Primer segmento metasomal al menos 2.5 veces más largo

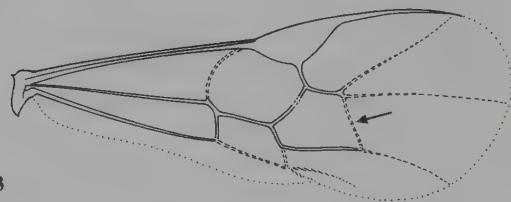


Figura 28.3

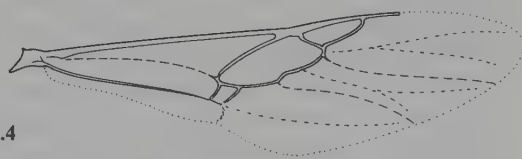


Figura 28.4

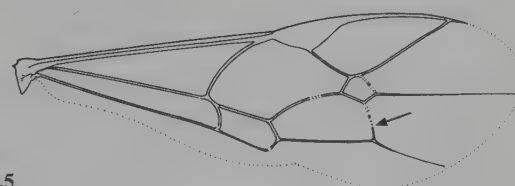


Figura 28.5

que su ancho apical, en vista dorsal (Figuras 28.7 y 28.9). Metasoma comprimido lateralmente (Figura 28.11). Ojos con sus márgenes internos paralelos o convergentes ventralmente (Figura 28.13). Esculturación propodeal burda y reticulada (Figura 28.7) (*Ophionellus*) ... **Anomaloninae**



Figura 28.6

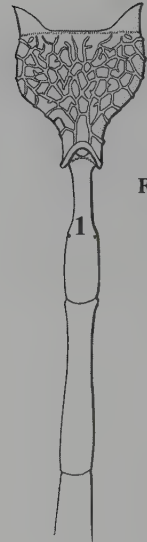


Figura 28.7

3(1) Pronoto con un proceso mediodorsal sobresaliente y bifurcado o bilobado en sus flancos (Figuras 28.14 y 28.15). Flagelum usualmente aplanado y ensanchado en su parte media (Figura 28.20). Ala anterior con la areoleta abierta (Figura 28.21). Cubierta del ovipositor casi oculta (Figura 28.23) **Eucerotinae**

- Pronoto continuo (Figura 28.16), con una pequeña protuberancia o con una estructura en forma de bolsillo en su parte mediodorsal (Figura 28.17); si se presenta un proceso mediodorsal sobresaliente (unos pocos Pimplinae), este no es bilobado (Figuras 28.18 y 28.19). Flagelum no ensanchado ni aplanado en su parte media. Ala anterior con la areoleta cerrada (Figura 28.22) o abierta. Cubierta del ovipositor usualmente visible 4

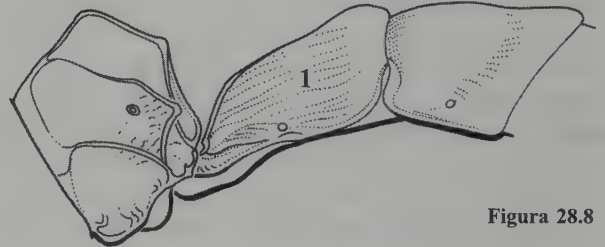


Figura 28.8

4(3) Alas anteriores con la areoleta grande y rómbica, no peciolada (Figura 28.24) (excepto en *Cidaphus*, que tiene ojos protuberantes y ocelos grandes). Clípeo no separado de la cara por un surco o sutura marcada (Figura 28.25), las dos áreas forman una superficie amplia y poco convexa. Ovipositor largo y en forma de aguja (Figura 28.27a); cubierta del ovipositor larga y rígida (Figura 28.27b). Hipopigio de la hembra grande y triangular en vista lateral, sin extenderse más allá del ápice metasomal (Figura 28.27c). Genitalia del macho con los lóbulos externos (gonoforceps) producidos en forma de una estructura elongada (Figura 28.29). Espiráculo del primer segmento metasomal cerca o ligeramente detrás de la longitud media del tergo (Figura 28.30); glymma larga y profunda **Mesochorinae**

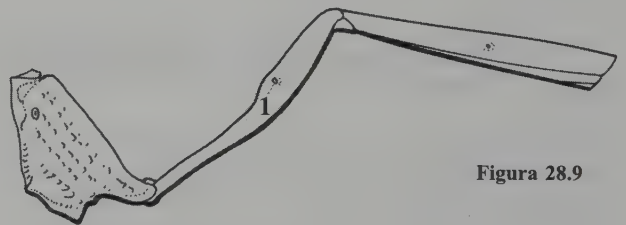


Figura 28.9

- Alas anteriores con la areoleta variable pero usualmente no rómbica; de lo contrario es peciolada. Clípeo usualmente separado de la cara por una sutura o surco marcado (Figura 28.26); si la sutura está ausente, entonces el clípeo y la cara forman una superficie bastante convexa. Ovipositor casi siempre robusto (Figura 28.28a). Cubierta del ovipositor frecuentemente curvada (Figura 28.28b). Hipopigio de la hembra variable, cuando es grande y triangular se extiende más allá del ápice metasomal. Gonoforceps del macho muy raramente formando una estructura elongada. Espiráculo del primer segmento metasomal con posición variable 5



Figura 28.10

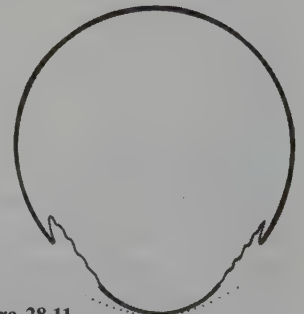


Figura 28.11

5(4) Primer segmento metasomal con el espiráculo posterior al punto medio del tergo (Figuras 28.31, 28.32, 28.33 y 28.37a). Primer segmento metasomal con su parte anterior usualmente estrechada en vista dorsal (Figura 28.37b),

frecuentemente cilíndrica y ensanchada posteriormente. Primer esterno metasomal usualmente extendido hasta o más allá del espiráculo (Figuras 28.32 y 28.33b) 6

- Primer segmento metasomal con el espiráculo en o anterior al punto medio del tergo (Figuras 28.34, 28.35, 28.36 y 28.38a) Primer segmento metasomal usualmente con ensanchamiento uniforme en vista dorsal (Figura 28.38b). Primer esterno metasomal frecuentemente corto y sin extenderse hasta el espiráculo, raramente tan largo como el primer tergo (Figura 28.36b) 23

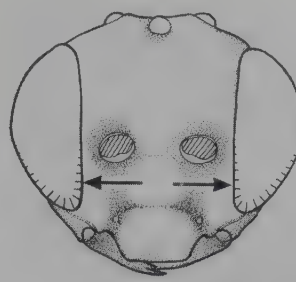


Figura 28.12

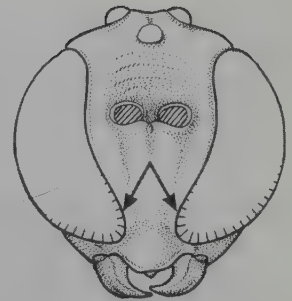


Figura 28.13

- 6(5) Metasoma comprimido lateralmente (Figura 28.11); segmentos 3 y 4 más altos que anchos; si esto no se observa con claridad, entonces las garras tarsales son conspicuamente pectinadas (Figura 28.40) o el ala anterior tiene la areoleta peciolada cuando cerrada (Figura 28.41). Ovipositor casi siempre con una muesca dorsal subapical (Figura 28.43) 7

- Metasoma deprimido dorsoventralmente (Figura 28.39), segmentos 3 y 4 más anchos que altos. Garras tarsales usualmente no pectinadas. Ala anterior con la areoleta casi nunca peciolada cuando cerrada (Figura 28.42). Ovipositor usualmente sin muesca dorsal subapical 14

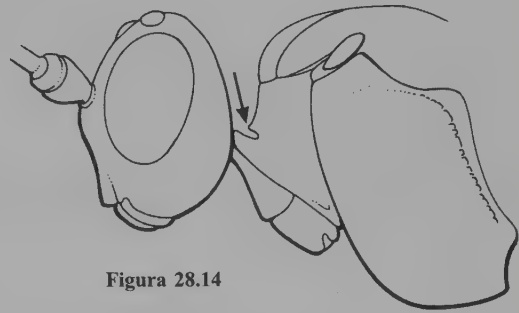


Figura 28.14

- 7(6) Ala anterior con la areoleta abierta; la vena restante (Rs) distal a 2m-cu (Figuras 28.44 y 28.45) 8

- Ala anterior con la areoleta abierta o cerrada; si está abierta, la vena restante (Rs) es basal (Figura 28.46) u opuesta a 2m-cu 10

- 8(7) Celda 3Cu del ala anterior con la vena adventicia de 1A presente y paralela al margen del ala (Figura 28.47). Ocelos usualmente grandes, los laterales están muy cerca o son contiguos a los ojos (Figura 28.49). Alas anteriores frecuentemente con áreas sin pelos y algunas veces con inclusiones pigmentadas en la celda 1M+1R1 (Figura 28.47) **Ophioninae**

- Celda 3Cu del ala anterior sin vena adventicia (Figura 28.48). Ocelos no tan desarrollados, los laterales separados de los ojos por una distancia de al menos la mitad de su máximo diámetro (Figura 28.50). Ala anterior sin áreas carentes de pelos e inclusiones pigmentadas en 1M+1R1 9



Figura 28.15

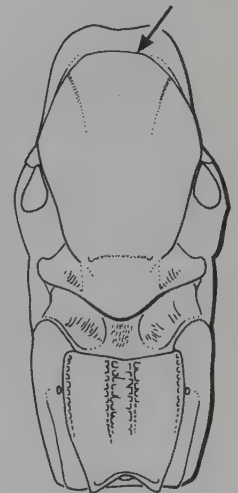


Figura 28.16

- 9(8) Propodeo con esculturación burda y reticulada (Figura 28.51) y normalmente sin carenas, o a lo sumo con carena transversal basal. Margen apical del clípeo sin franja de setas largas y paralelas (Figura 28.53). Palpos maxilares con 5 segmentos, labiales con 3. Mesopleura sin surco foveolado. Estigma del ala anterior no engrosado (*Anomalini* y *Ophiopterus*) **Anomaloninae**

- Propodeo sin esculturación burda y reticulada y con carenas transversales y longitudinales (Figura 28.52). Márgen

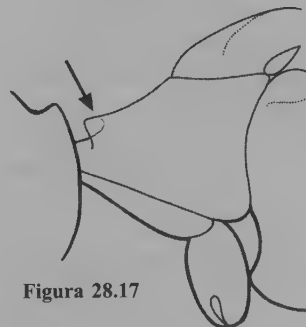


Figura 28.17

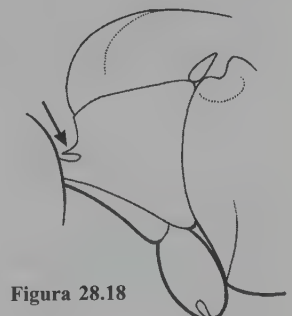


Figura 28.18

apical del clípeo con una franja de setas largas y paralelas (Figura 28.54). Palpos maxilares de 4 segmentos, labiales con 3. Mesopleura usualmente con un largo surco foveolado (Figura 28.55). Estigma del ala anterior engrosado (Figura 28.56) algunos **Tersilochinae**

- 10(7)** Propodeo usualmente sin carenas, a lo sumo con una carena transversal basal; esculturación propodeal usualmente burda y reticulada (Figura 28.51). Ocelos laterales separados de la carena occipital por una distancia menor a su máximo diámetro (Figura 28.58), carena occipital (oc) aproximadamente al nivel de los ocelos. Metasoma comprimido lateralmente y casi aplanado en vista dorsal (Gravenhorstiini) **Anomaloninae**
- Propodeo con carenas usualmente completas y areolas definidas; esculturación propodeal usualmente fina (Figura 28.57). Ocelos laterales usualmente separados de la carena occipital por una distancia mayor a su máximo diámetro (Figura 28.59) y/o carena occipital (oc) debajo del nivel de los ocelos. Metasoma comprimido lateralmente pero rara vez casi aplanado **11**

- 11(10)** Esquina ventral posterior de la propleura con un lóbulo más o menos angulado que toca o se superpone al pronoto (Figura 28.60). Carena transversal posterior del mesosterno completa (Figura 28.62) **12**
- Esquina ventral posterior de la propleura no producida en forma de lóbulo (Figura 28.61). Carena transversal posterior del mesosterno ausente (Figura 28.63); si está presente se encuentra interrumpida en frente de las coxas medias ... **13**

- 12(11)** Espinas mesotibiales y metatibiales separadas de su primer tarsómero respectivo por puentes esclerotizados (Figura 28.64); por lo tanto, los ápices tibiales presentan dos inserciones membranosas. Clípeo separado de la cara por un surco o sutura marcada (Figura 28.66). Cara por lo general ligeramente pálida. Ala anterior con estigma frecuentemente algo corto y ampliamente triangular (Figura 28.68) **Cremastinae**
- Espinas mesotibiales y metatibiales no separadas de su primer tarsómero respectivo por puentes esclerotizados (Figura 28.65); ápices tibiales con una sola inserción membranosa. Clípeo no separado o débilmente separado de la cara por una sutura o surco (Figura 28.67). Cara por lo general enteramente negra. Ala anterior con estigma delgado (Figura 28.69) muchos **Campopleginae**

- 13(11)** Margen apical del clípeo simple y con una franja de setas largas y paralelas (Figura 28.54). Ala anterior con la areoleta abierta y sin la vena adventicia de 1A (Figura 28.70). Vena M+Cu del ala posterior con sus tres quintos basales espectrales o ausentes; vena Cu1 ausente (Figura 28.73). Palpos maxilares con cuatro segmentos. Palpos

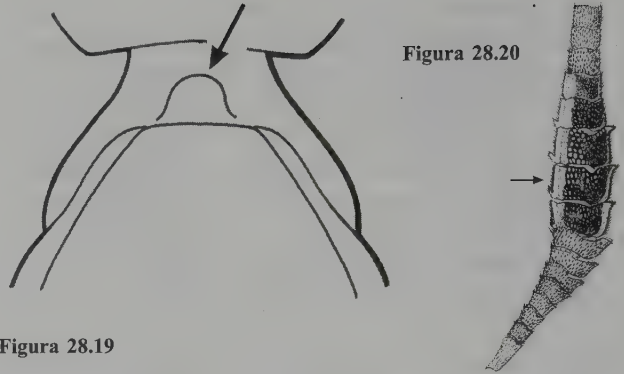


Figura 28.19

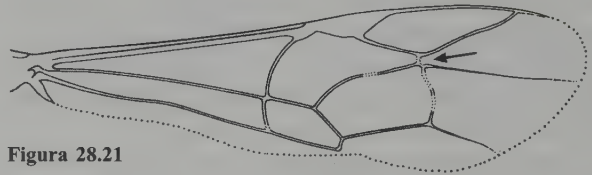


Figura 28.21

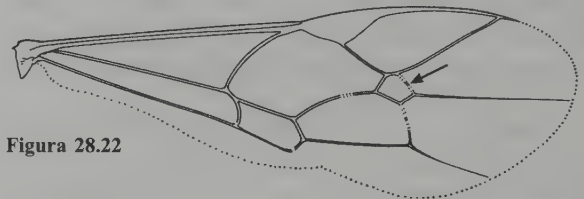


Figura 28.22

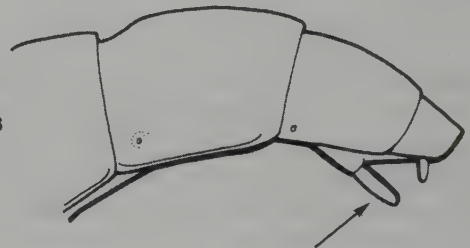


Figura 28.23

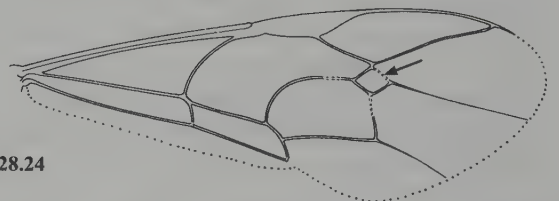


Figura 28.24

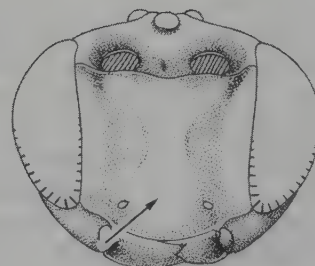


Figura 28.25

- labiales con tres segmentos muchos **Tersilochinae**
- Margen apical del clípeo con dos dientes romos medios y sin franja de setas (Figura 28.72). Ala anterior con la areoleta cerrada y con la vena adventicia de 1A presente (Figura 28.71). Vena M+Cu del ala posterior completa; vena Cu1 presente, al menos espectralmente (Figura 28.74). Palpos maxilares con cinco segmentos. Palpos labiales con cuatro segmentos **Tatogastrinae**

- 14(6)** Metatibias con una espuela apical. Márgen apical del clípeo con un diente medio conspicuo (Figura 28.75) (*Sphinctus*) **Tryphoninae**
- Metatibias con 2 espuelas apicales. Margen apical del clípeo variable **15**

- 15(14)** Clípeo no separado de la cara por una sutura o surco (Figura 28.67) y/o ala anterior con la areoleta cerrada y peciolada (Figura 28.77) algunos **Campopleginae**
- Clípeo separado de la cara por una sutura o surco marcado (Figura 28.76). Ala anterior con la areoleta abierta o cerrada pero no peciolada (Figura 28.78) **16**

- 16(15)** Metasoma unido al propodeo bastante por encima de las cavidades metacoxales, margen ventral del foramen propodeal ubicado más arriba de los márgenes dorsales de las cavidades coxales (Figura 28.79). Labro grande y conspicuamente expuesto bajo el margen clipeal (Figura 28.81). Flagelum ligeramente engrosado apicalmente, circular en sección transversal (*Labium*) **Labeninae**
- Metasoma unido al propodeo entre o sólo ligeramente sobre las cavidades metacoxales, margen ventral del foramen propodeal ubicado al nivel o ligeramente más arriba de los márgenes dorsales de las cavidades coxales (Figura 28.80). Labro pequeño y cubierto completamente o en parte por el clípeo (Figura 28.82a). Flagelum aguzado apicalmente, frecuentemente aplanado ventralmente en hembras, oval en sección transversal **17**

- 17(16)** Ojos con sus márgenes internos por lo general notablemente convergentes (Figura 28.83a). Ala anterior con la areoleta algunas veces peciolada (Figura 28.77). Clípeo pequeño y marcadamente convexo (Figura 28.83b); espacio malar usualmente largo y con un surco subocular; mandíbulas pequeñas, delgadas y en forma de espada. Especímenes generalmente delicados y de tamaño pequeño algunos **Orthocentrinae**
- Ojos con sus márgenes internos no convergentes ventralmente (Figura 28.84). Ala anterior con la areoleta sesil o algunas veces ausente. Las demás características no como en la opción anterior **18**

- 18(17)** Clípeo largo; margen apical con una franja de setas largas y paralelas (Figura 28.85) —no confundir con el

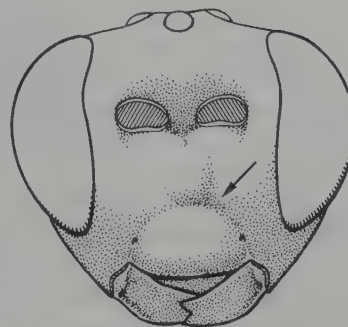


Figura 28.26

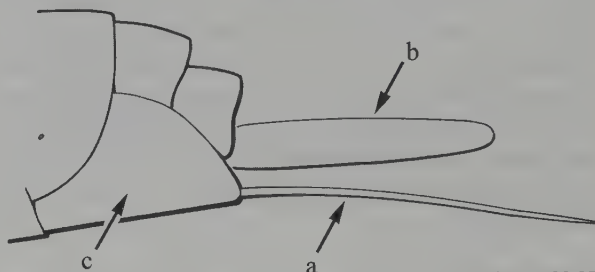


Figura 28.27

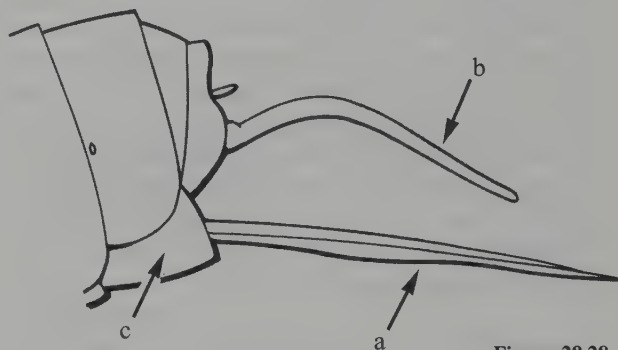


Figura 28.28

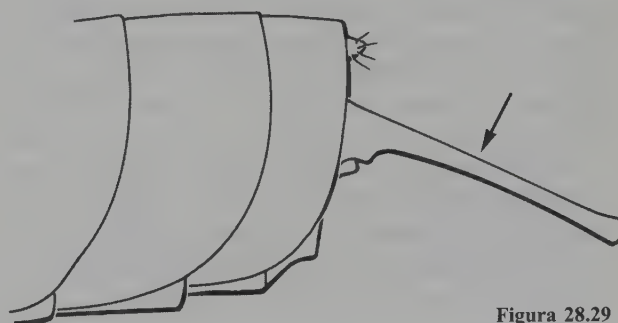


Figura 28.29

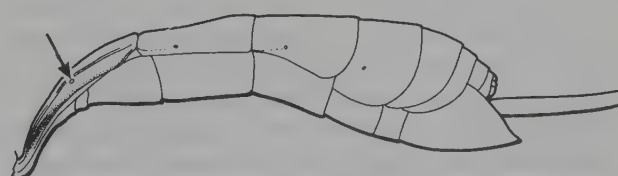


Figura 28.30

márgen labral de Ichneumoninae— y/u ovipositor en parte membranoso y traslúcido (Figura 28.86). Mesoscudo con el notaulo largo y bien definido, usualmente alcanzando o sobrepasando el centro del mesoscudo (Figura 28.87)

- algunos **Tryphoninae**
- Clípeo sin franja de setas. Ovipositor sin áreas membranosas. Notaulo corto o ausente, usualmente no muy definido hacia el centro del mesoscudo 19

- 19(18) Hipopigio de la hembra muy grande y conspicuo en vista lateral (Figura 28.88). Ovipositor con una muesca dorsal subapical; margen ventral sin dientes apicales. Propodeo sin carenas o con sólo una carena transversal apical (Figura 28.89) algunos **Banchinae**

- Hipopigio de la hembra inconspicuo en vista. Ovipositor sin muesca dorsal subapical; margen ventral algunas veces con dientes apicales. Propodeo con carenas variables pero al menos con carenas transversales apical y basal (Figuras 28.90a y 28.91a) 20

- 20(19) Clípeo usualmente ancho y aplanado, con su margen apical ampliamente truncado y sin impresión o con una muy débil (Figura 28.82b). Esternaulo casi siempre corto, de menos de la mitad del largo de la mesopleura, o ausente (Figura 28.92). Ovipositor casi nunca extendido conspicuamente más allá del ápice metasomal (Figura 28.94a); cubiertas rígidas (Figura 28.94b). Ala anterior con la areoleta cerrada (excepto en *Lusius*). Segundo tergo metasomal usualmente con el thyrídium bien desarrollado y por lo general con gastrocelo (Figura 28.90b). Vena M+Cu del ala posterior casi siempre recta (Figura 28.96)

- **Ichneumoninae**
- Clípeo variable, por lo general moderadamente a muy convexo, su margen apical usualmente es convexo e impreso. Esternaulo usualmente de al menos la mitad del largo de la mesopleura y por lo general extendido hasta la mesocoxa (Figura 28.93). Ovipositor usualmente extendido conspicuamente más allá del ápice metasomal (Figura 28.95a); cubiertas flexibles (Figura 28.95b) excepto cuando son muy cortas. Ala anterior con la areoleta abierta o cerrada. Segundo segmento metasomal sin gastrocelo, el tiridio es usualmente pequeño (Figura 28.91b) o está ausente. Vena M+Cu del ala posterior con frecuencia muy arqueada (Figura 28.97) 21

- 21(20) Esternaulo de al menos la mitad del largo de la mesopleura y usualmente extendido hasta la mesocoxa (Figura 28.98a). Carena epicnemia muy cercana o adyacente al margen anterior de la mesopleura (Figura 28.98b), su ápice por encima del punto medio del margen posterior de la mesopleura. Vena Cu1 del ala posterior usualmente pigmentada, raramente espectral o ausente; vena Rs tan larga o más larga que la vena 1r-m (Figura 28.100)

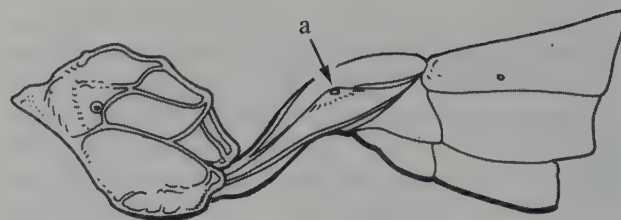


Figura 28.31

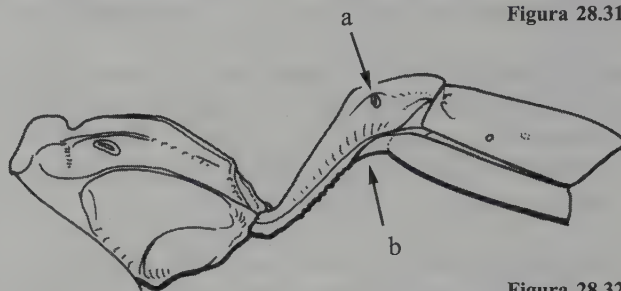


Figura 28.32

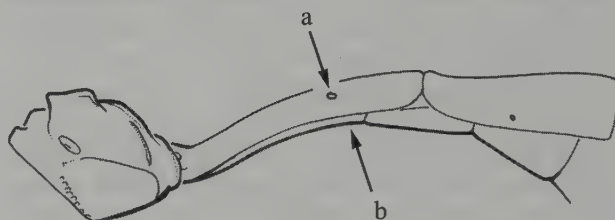


Figura 28.33

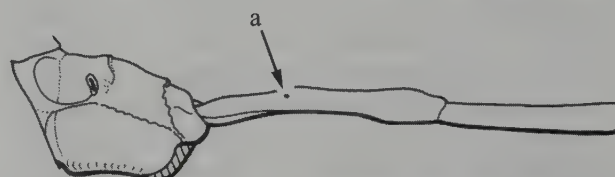


Figura 28.34

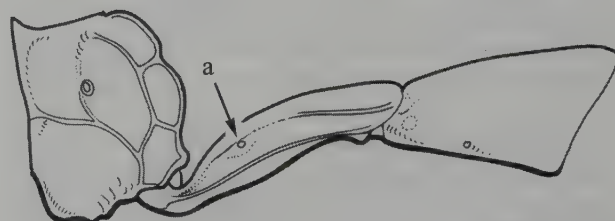


Figura 28.35

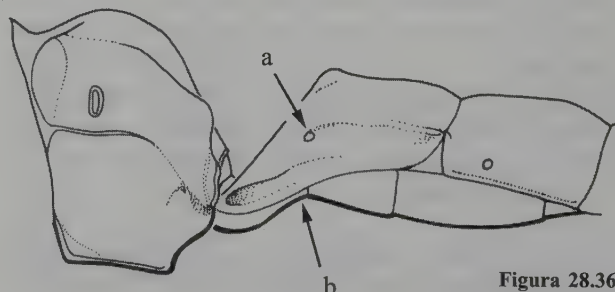


Figura 28.36

- muchos **Cryptinae**
- Esternaulo con una longitud de 0.2 a 0.5 veces la mesopleura (Figura 28.99a). Carena epicnemial usualmente alejada del margen anterior de la mesopleura (Figura 28.99, b); ápice de la carena por debajo del punto medio del margen posterior de la mesopleura. Vena Cu1 del ala posterior espectral; Rs con frecuencia más corta que la vena 1r-m (Figura 28.101) **22**

22(21) Distancia entre el foramen propodeal y las coxas posteriores de aproximadamente 0.7 veces el diámetro transversal del foramen (Figura 28.102). Ápice de la tibia posterior no expandido. Tergos 2 y 3 de la hembra no fusionados (Figura 28.103), laterotergos separados de los tergos por crestas conspicuas **Brachycyrtinae**

- Distancia entre el foramen propodeal y las coxas posteriores aproximadamente 0.2 veces el diámetro transversal del foramen. Ápice de la tibia posterior expandido dorsalmente para formar una superficie lisa y cóncava (Figura 28.105). Tergos 2 y 3 de la hembra fusionados (Figura 28.104), laterotergos no separados de los tergos **Pedunculinae**

23(5) Mesotibia con una espuela apical. Cara con un área grande y aplanada o cóncava, con forma de escudo y bordeada por una carena (Figura 28. 106) (*Metopius*) **Metopiinae**

- Mesotibia con 2 espinas apicales. Cara no como en la opción anterior **24**

24(23) Clípeo no separado de la cara por una sutura o surco marcado, las dos superficies formando una convexidad débil a muy conspicua en vista lateral (Figuras 28.107, 28.108, 28.109 y 28.110) **25**

- Clípeo separado de la cara por una sutura o surco más o menos marcado (la sutura puede ser débil en el medio pero es distintiva lateralmente) (Figura 28.132), de tal modo que cada superficie forma una ligera convexidad separada de la otra en vista lateral (Figuras 28.148 y 28.150); de lo contrario, la cara es casi plana **26**

25(24) Escapo 1.8 a 2.4 veces tan largo como ancho (Figura 28.111). Cara con su margen dorsal simple, no producido en forma de estructura triangular sobre o entre las inserciones antenales (Figura 28.112a). Mandíbulas muy delgadas (Figura 28.112b). Espacio malar largo y con un surco subocular marcado (Figura 28.112c). Patas anteriores y medias con el trocántelo diferenciado (Figura 28.114). Especies delicadas y pequeñas (ala anterior de 1.7 a 4.7 mm) algunos **Orthocentrinae**

- Escapo 1.2 a 1.7 veces tan largo como ancho en vista dorsal. Cara con el margen dorsal producido en forma de una estructura triangular que se extiende entre o sobre

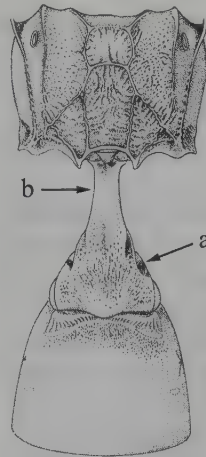


Figura 28.37

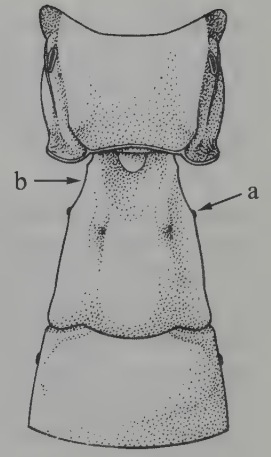


Figura 28.38

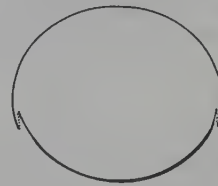


Figura 28.39

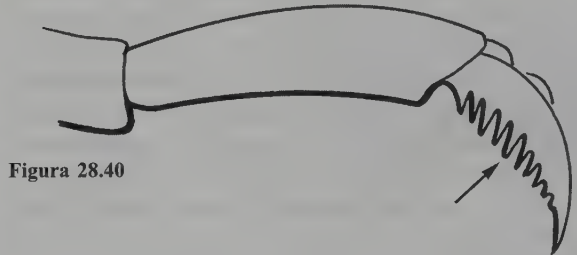


Figura 28.40

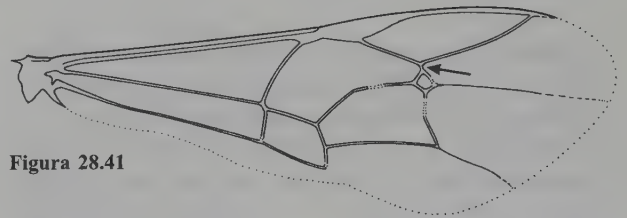


Figura 28.41

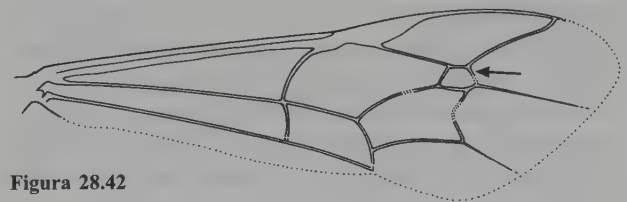


Figura 28.42

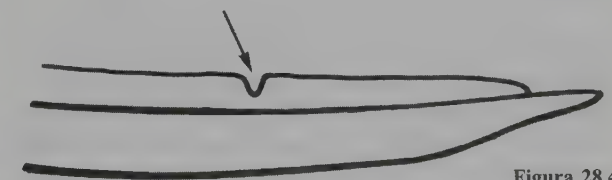


Figura 28.43

las bases de las inserciones antenales (Figura 28.113). Patas anteriores y medias frecuentemente con el trocántelo no diferenciado (Figura 28.115). Mandíbulas no como en la opción anterior. Espacio malar corto muchos **Metopiinae**

- 26(24) Mandíbulas con un diente dorsal ancho, dividido más o menos claramente en un punto inferior y uno superior por una débil muesca o impresión (Figura 28.116), haciendo que las mandíbulas parezcan tridentadas. Primer tergo metasomal rectangular en vista dorsal, no muy estrechado anteriormente (Figura 28.118). Ovipositor no extendido más allá de ápice metasomal. Especies pequeñas con cabeza transversal (ala anterior de 3 a 8 mm de longitud) **Diplazontinae**
- Mandíbulas con el diente dorsal no dividido y por lo tanto con 1 o 2 dientes (Figura 28.117). Primer tergo metasomal estrecho posteriormente (Figuras 28.119 y 28.120). Ovipositor variable 27

- 27(26) Metasoma unido al propodeo muy por encima de las cavidades metacoxales, margen ventral del foramen propodeal ubicado más arriba de los márgenes dorsales de las cavidades coxales (Figura 28.79). Coxa posterior de las hembras con un profundo surco en su cara interna, cerca de la base (Figura 28.121) muchos **Labeninae**
- Metasoma unido al propodeo entre o sólo ligeramente por encima de las cavidades metacoxales, margen ventral del foramen propodeal ubicado al nivel o ligeramente más arriba de los márgenes dorsales de las cavidades coxales (Figura 28.80). Coxa posterior de las hembras sin surco en su cara interna 28

- 28(27) Hipopigio de la hembra muy grande y triangular en vista lateral, plegado a lo largo de su línea media y proyectado más allá del ápice metasomal (Figura 28.122). Ovipositor largo y sin muesca dorsal subapical. Garras tarsales anteriores y medias de los machos con un pequeño diente subapical (Figura 28.124); ápice de las garras aparentemente bífido **Acaenitinae**
- Hipopigio de la hembra más pequeño y corto, no proyectado conspicuamente más allá del ápice metasomal (Figura 28.123). Ovipositor variable, algunas veces con muesca dorsal subapical. Garras tarsales anteriores y medias de los machos simples (Figura 28.125) o pectinadas (Figura 28.126), sin diente subapical, excepto en especies sin carena epicnemial 29

- 29(28) Tergos metasomales 2 a 5, en vista dorsal, con profundas suturas que demarcan un área triangular media cuyo ápice apunta anteriormente (Figura 28.127). Pronoto con epomia muy marcada y proyectada en forma de diente (Figura 28.128a). Propodeo con su esquina anterodorsal

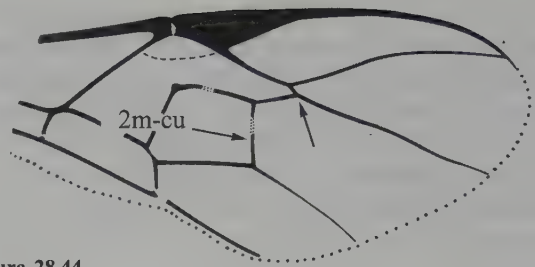


Figura 28.44

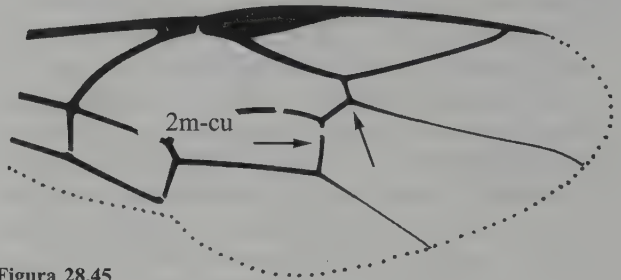


Figura 28.45

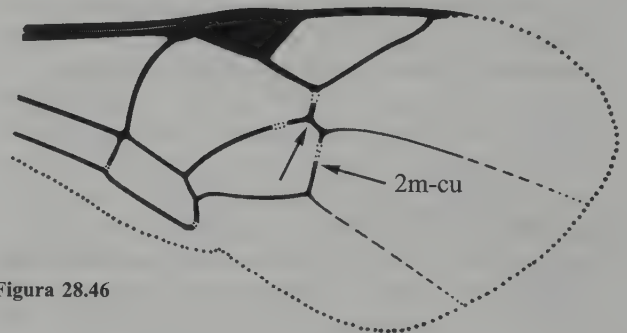


Figura 28.46

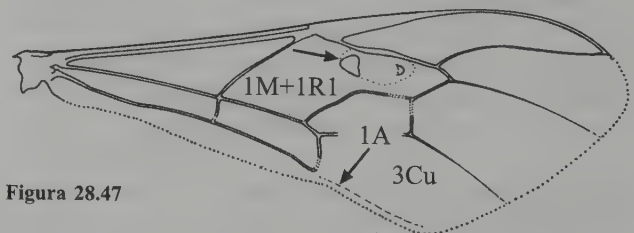


Figura 28.47

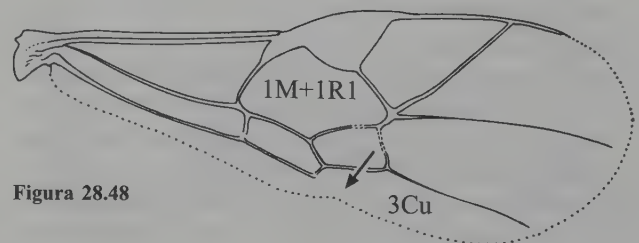


Figura 28.48

- proyectada anteriormente y encerrada por un diente en el metanoto (Figuras 28.128b y 28.129) **Lycorininae**
- Tergos metasomales 2 a 5 lisos o con impresiones variadas en vista dorsal; si se presenta un área triangular, el ápice de esta apunta posteriormente. Pronoto con o sin epomia pero raramente con esta proyectándose en forma de diente. Metanoto no como en la opción anterior **30**

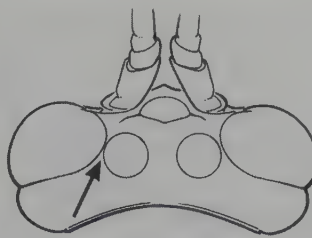


Figura 28.49

- 30(29)** Protibia con un diente apical, a veces muy pequeño, en su margen dorsal (Figura 28.130A, B). Vena 2m-cu de las alas anteriores ocasionalmente formando un marcado zig-zag (Figura 28.131). Clípeo usualmente amplio y corto, redondeado a romo apicalmente (Figura 28.132) **31**
- Protibia usualmente sin diente apical dorsal. Vena 2m-cu de las alas anteriores más o menos recta o ligeramente curva, no formando un zig-zag. Clípeo variable **32**

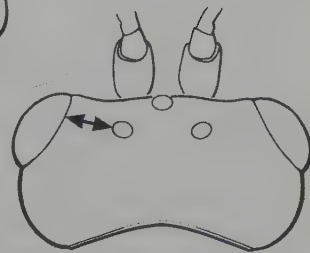


Figura 28.50

- 31(30)** Tercer tergo metasomal con laterotergo largo y no separado por pliegues (Figura 28.133). Ovipositor sin muesca dorsal subapical y extendido más allá del ápice metasomal (Figura 28.135) **Phrudinae**
- Tercer tergo metasomal con laterotergo no muy largo y separado por pliegues (Figura 28.134). Ovipositor con una muesca dorsal subapical (Figura 28.136) (excepto en las especies con ovipositor en forma de aguja) y usualmente no extendido más allá del ápice metasomal **Ctenopelmatinae**

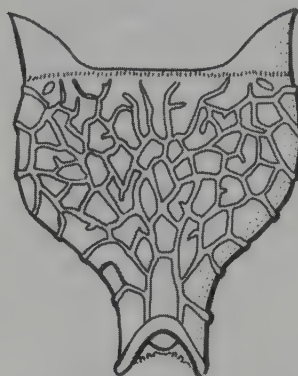


Figura 28.51

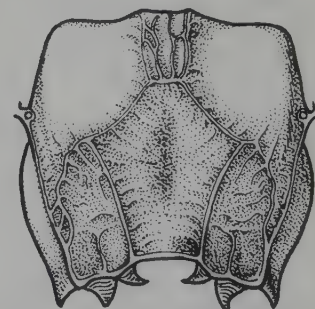


Figura 28.52

- 32(30)** Palpos maxilares muy largos, alcanzando la esquina inferior posterior de la mesopleura (Figura 28.137). Hembras con el ápice metasomal compacto, hipopigio grande y cubiertas del ovipositor engrosadas y parcialmente escondidas (Figura 28.138) **Oxytorinae**
- Palpos maxilares comparativamente cortos, no alcanzando la esquina posterior inferior de la mesopleura. Ápice metasomal de las hembras no como en la opción anterior, cubiertas del ovipositor no engrosadas o parcialmente escondidas **33**

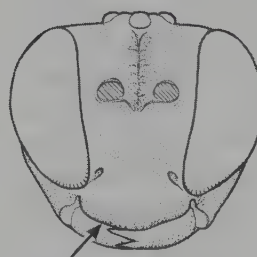


Figura 28.53

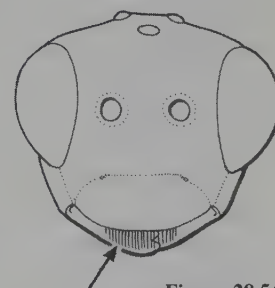


Figura 28.54

- 33(32)** Hembra **34**
- Macho (la correcta identificación a subfamilia de los machos de los grupos siguientes es complicada para personas con poca experiencia; muchos machos pueden ser llevados a las subfamilias correctas pero se recomienda comparación con las hembras correspondientes) **46**

- 34(33)** Ovipositor con una muesca dorsal subapical; margen ventral liso o con carenas ventrales muy inconspicuas (Figura 28.139A, B, C) (las cubiertas del ovipositor deben ser separadas de este algunas veces para poder observar la muesca) **35**
- Ovipositor sin muesca dorsal subapical o con una muy

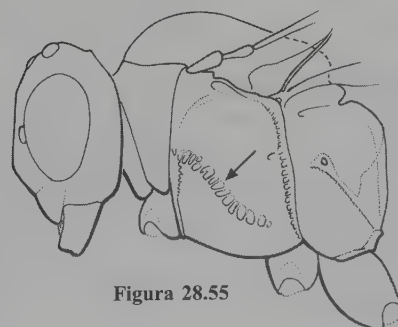


Figura 28.55

débil; margen ventral usualmente con carenas o dientes
conspicuos (Figura 28.140 A, B y C) 39

35(34) Tergos metasomales 2 a 4 con un par submedio de
suturas profundas y oblicuas (Figura 28.141) (Glyptini)
..... **Banchinae**

- Tergos metasomales 2 a 4 sin suturas 36

36(35) Hipopigio de la hembra alargado (Figura 28.88) y
con una muesca media apical. Metapleura con la carena
submetapleural ensanchada anteriormente en forma de
flanco (Figura 28.143). Vena 2m-Cu del ala anterior usual-
mente con una bula (Figura 28.144). Garras tarsales usual-
mente pectinadas (Figura 28.146). Espacio malar sin surco
subocular distinguible 37

- Hipopigio de la hembra no alargado (Figura 28.142) y/o
sin muesca media apical. Metapleura con la carena sub-
metapleural no ensanchada en forma de flanco. Vena 2m-
Cu del ala anterior con 2 bulas (Figura 28.145). Garras
tarsales simples (Figura 28.125). Espacio malar usual-
mente con suturas o surcos suboculares distinguibles
(Figura 28.146) 38

37(36) Propodeo con carenas medias longitudinales agudas
y conspicuas (Figura 28.147) **Stilbopinae**

- Propodeo con carenas medias longitudinales inconspicuas
o ausentes, solo con carena transversal apical (Figura
28.89) algunos **Banchinae**

38(36) Clípeo convexo en su porción superior, con el resto
de su superficie cóncava; margen apical truncado (Figuras
28.148a y 28.149). Cara nunca producida fuertemente
hacia adelante al nivel de las inserciones antenales (Figura
28.148b). Espacio malar sin surco subocular y con una
longitud menor que la anchura de la base de las mandíbulas
(Figura 28.148c) **Cyllocerinae**

- Clípeo por lo general fuertemente convexo y pequeño,
con el margen apical usualmente convexo (Figuras 28.83b
y 28.150a); si el clípeo es plano, entonces la cara está
fuertemente producida hacia adelante al nivel de las
inserciones antenales (Figura 28.151). Espacio malar
usualmente tan largo o más largo que la anchura de la
base de las mandíbulas y usualmente con surco subocular
conspicuo algunos **Orthocentrinae**

39(34) Clípeo usualmente pequeño y fuertemente convexo,
con su margen apical usualmente convexo (Figuras 28.83b
y 28.150a). Espacio malar tan largo o más largo que la
anchura de las bases de las mandíbulas y usualmente con
surco subocular marcado (Figura 28.150b). Mandíbulas
pequeñas, delgadas y espadiformes. Cabeza estrechada
anteriormente y con ojos prominentes (Figura 28.83a).
Ovipositor cilíndrico y delicado, no marcadamente agu-

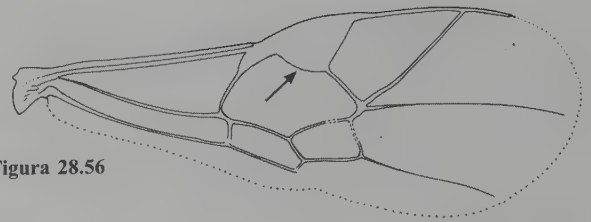


Figura 28.56

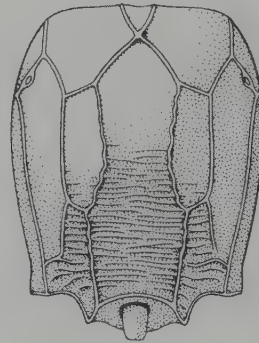


Figura 28.57

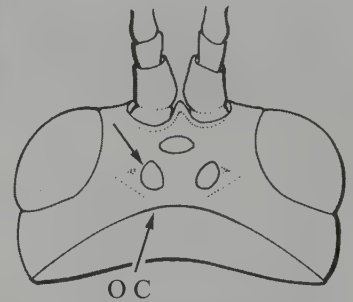


Figura 28.58

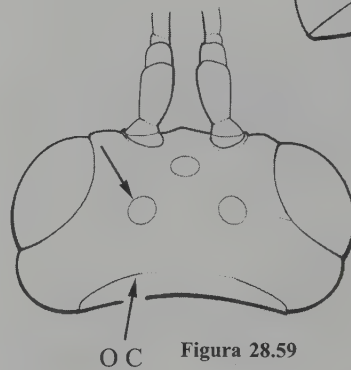


Figura 28.59

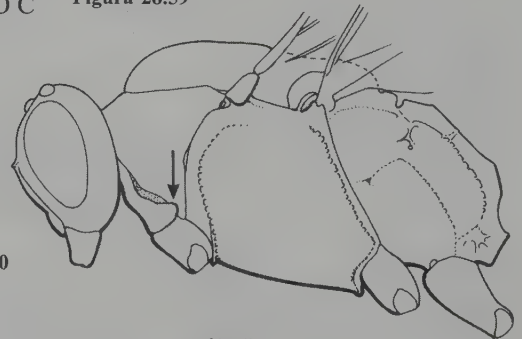


Figura 28.60

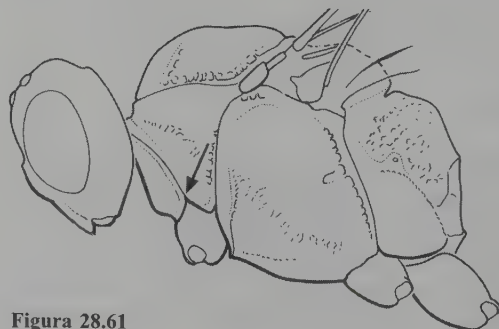


Figura 28.61

- zado como en la Figura 28.152. (Insectos con cuerpo delicado, metasoma poco esclerotizado y frecuentemente colapsado en especímenes montados en seco) algunos **Orthocentrinae**
- No como en la opción anterior; si se presentan similitudes (algunos Pimplinae) el espacio malar es usualmente corto y el ovipositor es como en la Figura 28.152 **40**

- 40(39)** Primer segmento metasomal con glymma (Figura 28.153), algunas veces tan profundas que casi se encuentran en el interior del esclerito. Garras tarsales generalmente pectinadas (Figura 28.40) (algunas veces simples) y sin un diente o lóbulo basal conspicuo. Clípeo con frecuencia amplio y con su margen apical bordeado por franjas de setas largas y paralelas, sin muesca media (Figura 164). Huevos algunas veces adheridos al ovipositor mediante estructuras parecidas a pedúnculos (Figura 28.155) muchos **Tryphoninae**
- Primer segmento metasomal con frecuencia sin glymma; de lo contrario (muchos Pimplinae), las garras tarsales no son pectinadas y con frecuencia presentan un diente o lóbulo basal conspicuo (Figura 28.156b), y el margen apical del clípeo no tiene setas apicales y presenta usualmente una muesca media. Huevos no adheridos al ovipositor por pedúnculos **41**

- 41(40)** Primer segmento metasomal con glymma (Figura 28.157) y/o propodeo sin carena basal transversal, frecuentemente sólo con esbozos de carenas medias longitudinales (Figuras 28.158 y 28.159). Margen apical del clípeo por lo regular con una marcada muesca media, aparentando ser bilobado (Figura 28.160). Garras tarsales de la hembra frecuentemente con un lóbulo o diente basal (Figura 28.156 b) **42**
- Primer segmento metasomal sin glymma (Figura 28.161). Propodeo con al menos un esbozo de carena basal transversal (Figuras 28.162 y 28.163). Margen apical del clípeo no como en la opción anterior. Garras tarsales simples (Figura 28.125) **44**

- 42(41)** Mesoscudo cubierto con rugas transversales conspicuas (Figura 28.164) **Rhyssinae**
- Mesoscudo sin rugas transversales (Figura 28.165a) ... **43**

- 43(42)** Parte ventral de la epomia aguda y formando flanco sobresaliente paralelo al margen anterior del pronoto (Figura 28.165b). Gena con la mitad dorsal lisa (*Rodrigama*) o provista de denticulos moderada a notablemente protruidos (Figura 28.166) (*Ganodes*). Carena epicnemial ausente (*Ganodes*) o presente (*Rodrigama*) **Poemeniinae**
- Epomia variando desde ausente hasta larga y conspicua,

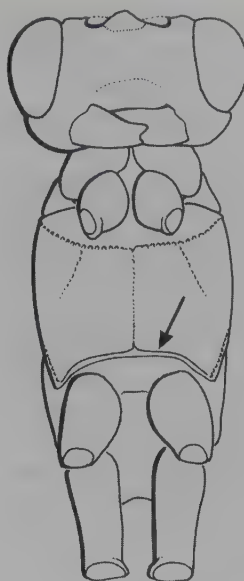


Figura 28.62

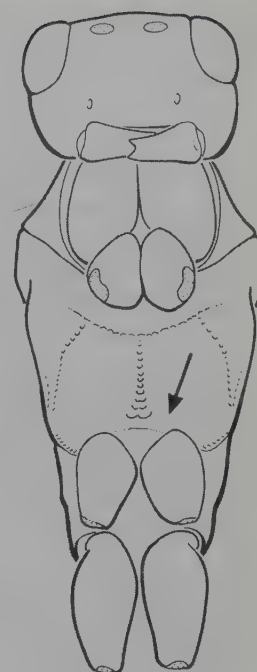


Figura 28.63



Figura 28.64



Figura 28.65

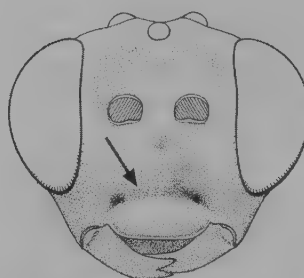


Figura 28.66

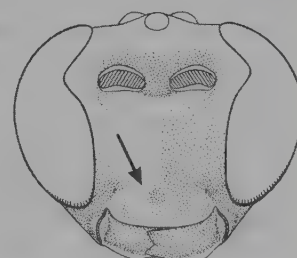


Figura 28.67

pero no formando un flanco sobresaliente paralelo al margen anterior del pronoto. Mitad dorsal de la gena lisa, sin denticulos. Carena epicnemial usualmente presente algunos **Pimplinae**

44(41) Primer segmento metasomal alargado y delgado; tergo sin carenas longitudinales y fusionado al esterno, sin indicio de sutura entre ellos (Figura 28.167). Genas, en el punto de confluencia entre las carenas hipostomal y occipital, proyectadas y casi encontrándose la una con la otra en la parte posterior de la cabeza (Figura 28.169) (*Grotea*) **Labeninae**

- Primer segmento metasomal con el tergo separado del esterno por una sutura distintiva y usualmente con carenas longitudinales (Figura 28.168). Genas no especializadas, no proyectadas para encontrarse en la parte posterior de la cabeza **45**

45(44) Esternaulo inconspicuo, de menos de la mitad del largo de la mesopleura o ausente. Ala anterior con la areoleta abierta (Figura 28.170). Propodeo con carenas medias longitudinales (Figura 28.171); carenas transversales sólo ocasionalmente presentes. Mandíbulas con 1 o 2 dientes **Xoridinae**

- Esternaulo usualmente conspicuo y de más de la mitad del largo de la mesopleura (Figura 28.98). Ala anterior con la areoleta abierta o cerrada. Carenas propodeales variables, frecuentemente sólo con carena transversal (Figura 28.162). Mandíbulas con 2 dientes algunos **Cryptinae**

46(33) Ala anterior con una bula en la vena 2m-Cu (Figura 28.144) **47**

- Ala anterior con 2 bulas en la vena 2m-Cu (Figura 28.145) **52**

47(46) Primer segmento metasomal con glymma (Figura 28.153).. **48**

- Primer segmento metasomal sin glymma **50**

48(47) Margen apical del clipeo con una franja de setas largas y paralelas (Figura 28.154). Metapleura con la carena submetapleural no ensanchada anteriormente en forma de flanco. Carenas propodeales variables. Tergos metasomales 2 a 4 sin un par submedio de suturas oblicuas y profundas algunos **Tryphoninae**

- Margen apical del clipeo sin franja de setas. Metapleura con la carena submetapleural ensanchada en forma de flanco (Figura 28.143). Propodeo con carenas variables. Tergos metasomales 2 a 4 con o sin un par submedio de suturas profundas oblicuas **49**

49(48) Propodeo usualmente sin carenas medias longitu-

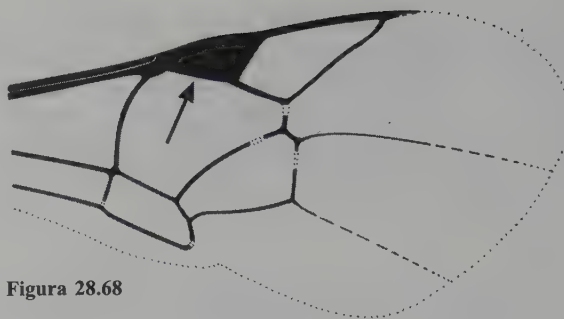


Figura 28.68

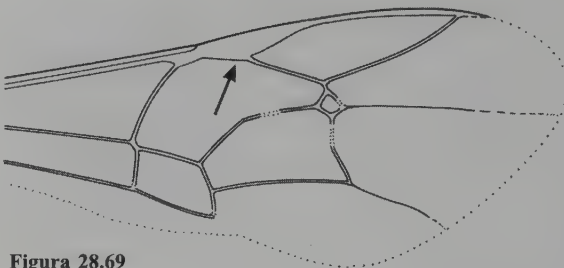


Figura 28.69

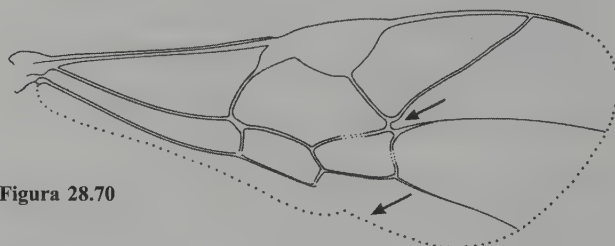


Figura 28.70

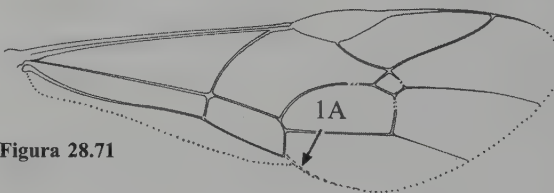


Figura 28.71

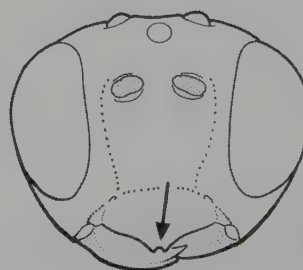


Figura 28.72

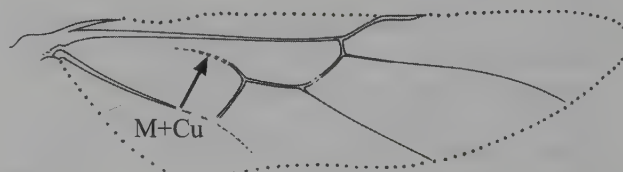


Figura 28.73

dinales; si la carena está presente, entonces los tergos metasomales presentan un par submedio de suturas profundas oblicuas (Figura 28.141) ... algunos **Banchinae**

- Propodeo con carenas medias longitudinales. Tergos metasomales 2 a 4 sin surcos **Stilbopinae**

50(47) Esternaulo extendido hasta la mitad de la mesopleura y usualmente hasta la mesocoxa (Figura 28.98a). Ala anterior con la areoleta pentagonal cuando cerrada (Figura 28.22). Propodeo sólo con carenas transversales (Figura 28.162) algunos **Cryptinae**

- Esternaulo ausente; si está presente no alcanza la mitad de la mesopleura. Ala anterior con la areoleta triangular o abierta. Propodeo con carenas longitudinales y transversales **51**

51(50) Palpos maxilares largos, extendidos hasta la esquina posterior inferior de la mesopleura (Figura 28.137) Propodeo con una carena tranversa basal. Espiráculo propodeal alargado **Oxytorinae**

- Palpos maxilares cortos, no alcanzando el margen posterior inferior de la mesopleura. Propodeo sin carena tranversa basal. Espiráculo propodeal redondeado algunos **Orthocentrinae**

52(46) Garras tarsales pectinadas, al menos basalmente (Figura 28.126). Clípeo con su margen apical convexo, sin muesca media (no bilobado) y sin diente **53**

- Garras tarsales simples (Figura 28.125). Clípeo con el margen apical variable, algunas veces con una muesca o diente medio **54**

53(52) Clípeo con una franja de setas largas y paralelas en el margen apical (Figura 28.154) o propodeo sin carenas y con su superficie cubierta de estrías transversales. Primer segmento metasomal con glymma algunas veces profunda (Figura 28.153) muchos **Tryphoninae**

- Clípeo sin franja de setas en el margen apical. Propodeo con carenas reducidas y usualmente sólo con carena transversal apical (Figura 28.89). Primer segmento metasomal con glymma, pero poco profunda algunos **Banchinae**

54(52) Esternaulo usualmente extendiéndose hasta la mesocoxa (Figura 108a). Ala anterior con la areoleta pentagonal cuando cerrada (Figura 28.22), vena 3r-m algunas veces espectral. Primer segmento metasomal sin glymma algunos **Cryptinae**

- Esternaulo extendido menos de 0.3 veces la longitud de la mesopleura. Ala anterior con la areoleta abierta o cerrada, no pentagonal cuando cerrada. Primer segmento metasomal con o sin glymma **55**

55(54) Mesoscudo cubierto con rugas transversales mar-

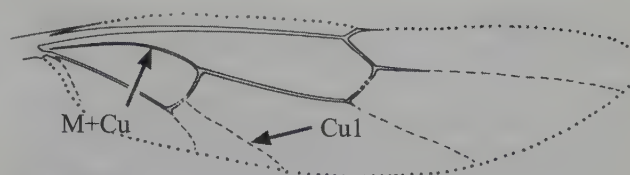


Figura 28.74

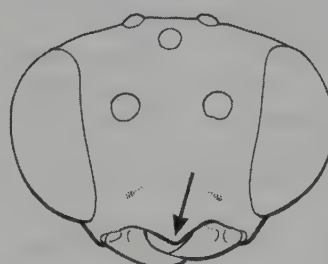


Figura 28.75

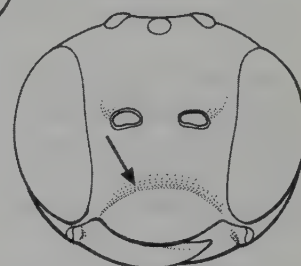


Figura 28.76

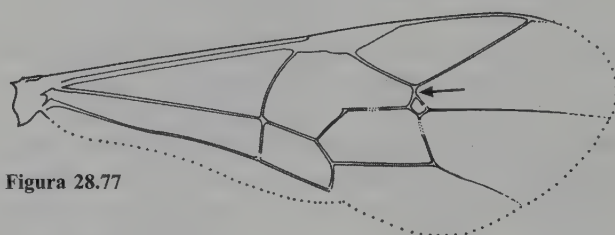


Figura 28.77

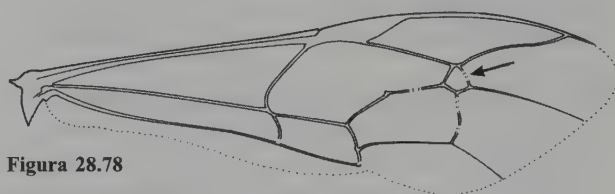


Figura 28.78

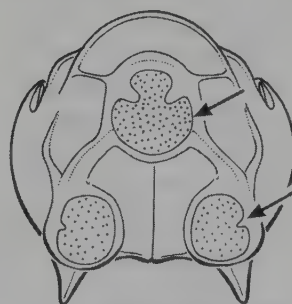


Figura 28.79

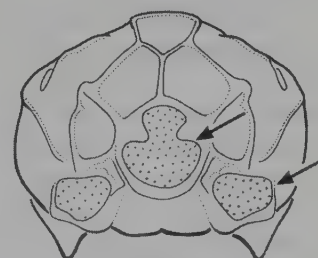


Figura 28.80

- **Rhyssinae**
 - Mesoscudo sin rugas transversales (Figura 28.165a) ... 56

56(55) Parte ventral de la epomia aguda y formando flanco sobresaliente paralelo al margen anterior del pronoto (Figura 28.165b). Gena con la mitad dorsal lisa (*Rodrigama*) o provista de denticulos moderada a notablemente protruidos (Figura 28.166) (*Ganodes*). Carena epicnemia ausente (*Ganodes*) o presente (*Rodrigama*) **Poemeniinae**
 - Epomia variando desde ausente hasta larga y conspicua, pero no formando un flanco sobresaliente paralelo al margen anterior del pronoto. Mitad dorsal de la gena lisa, sin denticulos. Carena epicnemia usualmente presente ... 57

57(56) Margen apical del clipeo con una muesca media, aparentando ser bilobado y sin diente medio (Figura 28.160); de lo contrario, tarsómero apical de las patas engrosado (Figura 28.156a) con púlvilo proyectado conspicuamente más allá del ápice de la garra (Figura 28.156c) **Muchos Pimplinae**
 - Margen apical del clipeo sin muesca media. Tarsómeros apicales no alargados. Tarso posterior con el púlvilo no proyectado más allá de la garra 58

58(57) Margen apical del clipeo con un diente medio ... 59
 - Margen apical del clipeo sin diente medio 60

59(58) Mesosoma notablemente deprimido dorsoventralmente (Figura 28.172a). Gena, a la altura media del ojo, aproximadamente 1.5 veces más larga que este (Figura 28.172b) **Xoridinae**
 - Mesosoma no deprimido. Gena, a la altura media del ojo, claramente más corta que este **Acaenitinae**

60(58) Primer segmento metasomal alargado y delgado; tergo sin carenas longitudinales y fusionado al esterno, sin indicio de sutura entre ellos (Figura 28.167). Genas, en el punto de confluencia entre las carenas hipostomal y occipital, proyectadas y casi encontrándose la una con la otra en la parte posterior de la cabeza (Figura 28.169) (*Grotea*) **Labeninae**
 - Primer segmento metasomal con el tergo separado del esterno por una sutura distintiva y usualmente con carenas longitudinales (Figura 28.168). Genas no especializadas, no proyectadas para encontrarse en la parte posterior de la cabeza 61

61(60) Clipeo usualmente pequeño y notablemente convexo, con su margen apical usualmente convexo (Figura 28.83b); si el clipeo es plano, entonces la cara está fuertemente producida hacia adelante y la carena occipital está interrumpida en su parte media. Cabeza bastante estrecha anteriormente (Figura 28.83a), ojos prominentes. Mandí-

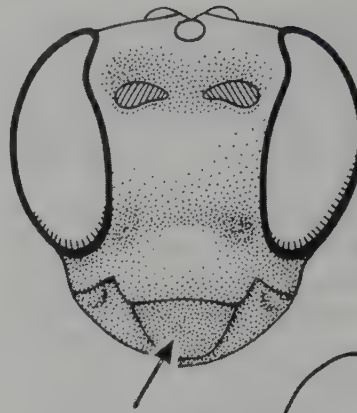


Figura 28.81

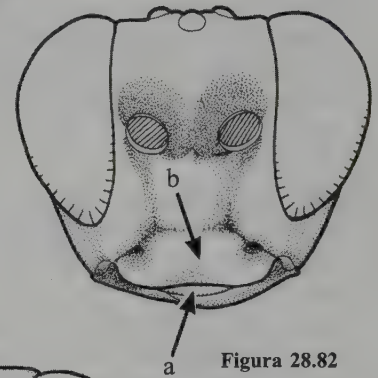


Figura 28.82

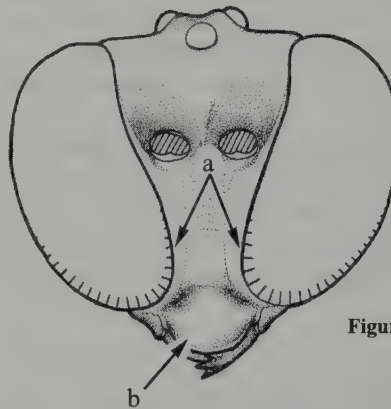


Figura 28.83

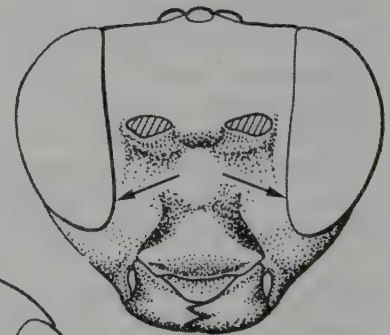


Figura 28.84

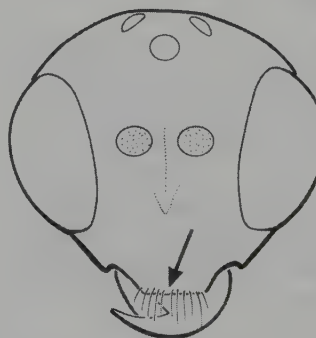


Figura 28.85

bulas pequeñas, delgadas y con 2 dientes. Especies usualmente delgadas y delicadas (las alas anteriores con 2 a 5 mm de longitud). Metasoma poco esclerotizado y frecuentemente colapsado en especímenes montados en seco

..... algunos **Orthocentrinae**

- Clípeo plano o débilmente convexo (Figura 28.149). Cara no producida anteriormente. Carena occipital completa. Cabeza oblonga o sólo ligeramente estrechada anteriormente. Mandíbulas robustas, con 1 o 2 dientes. Especies

generalmente grandes (ala anterior de 5 mm) con metasoma bien esclerotizado 62

62(61) Mandíbulas con un diente. Tibia anterior con una constricción cerca de la base (Figura 28.173). Primer segmento metasonal sin glymma

Xoridinae
- Mandíbulas con 2 dientes. Tibia anterior sin constricción cerca de la base. Primer segmento metasomal con glymma **Cyllocerinae**



Figura 28.86

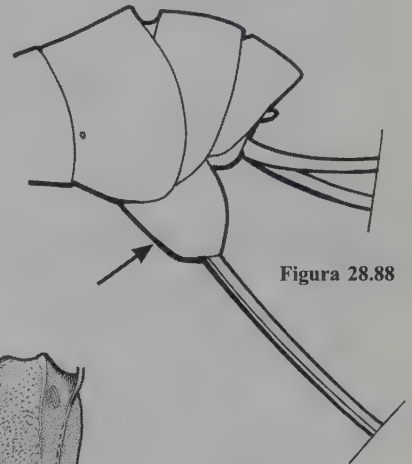


Figura 28.88

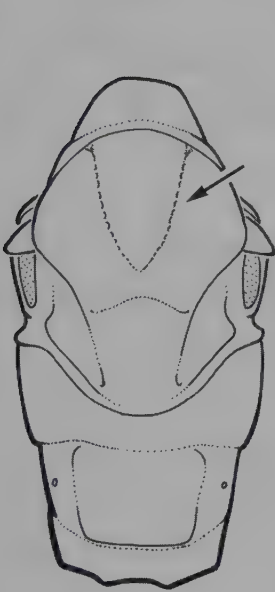


Figura 28.87



Figura 28.89

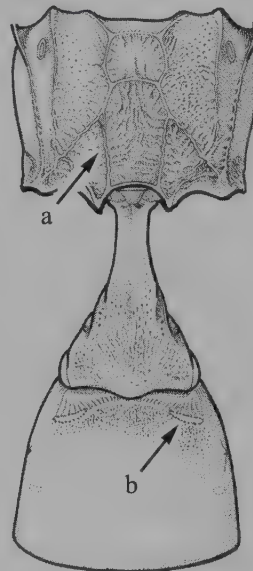


Figura 28.90

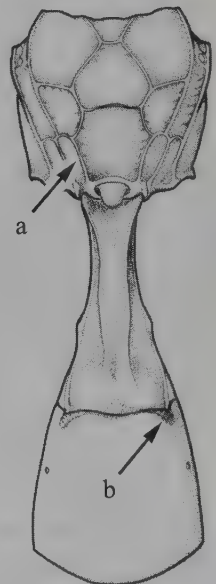


Figura 28.91



Figura 28.92

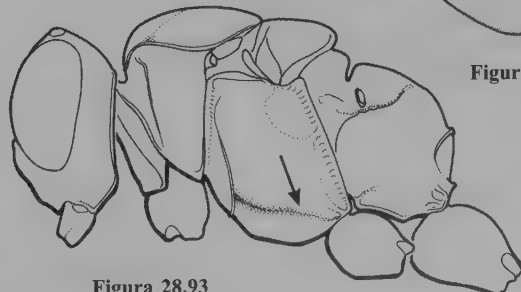


Figura 28.93

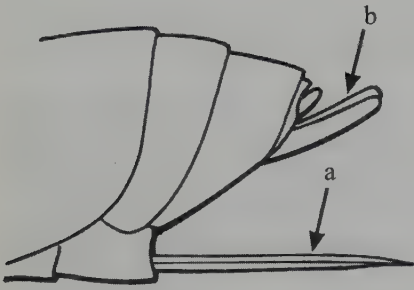


Figura 28.94

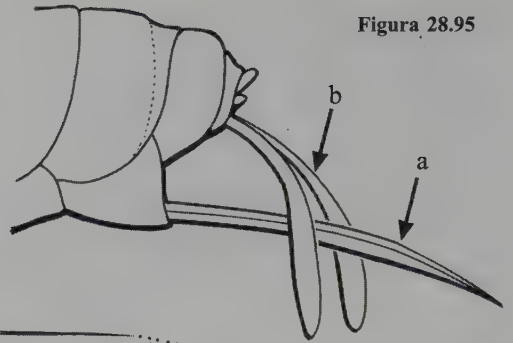


Figura 28.95

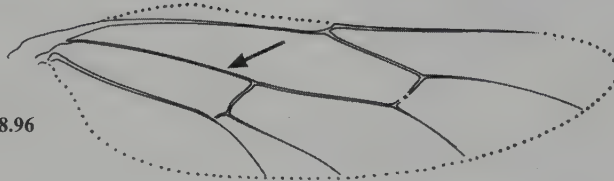


Figura 28.96

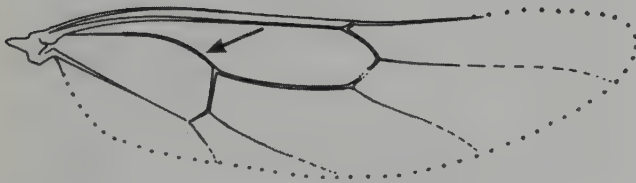


Figura 28.97

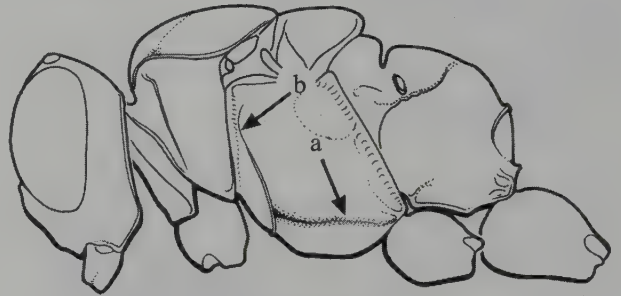


Figura 28.98



Figura 28.99

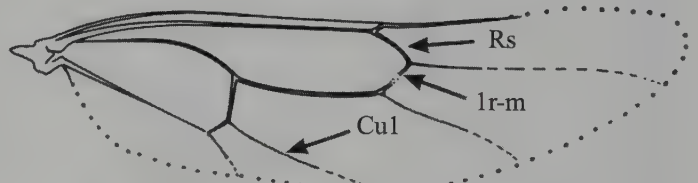


Figura 28.100

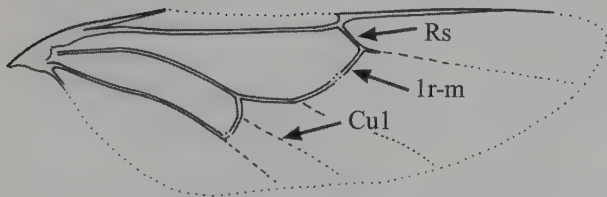


Figura 28.101



Figura 28.103

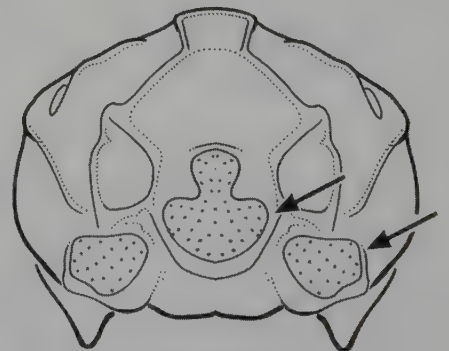


Figura 28.102

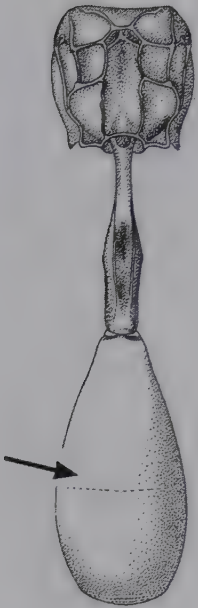


Figura 28.104

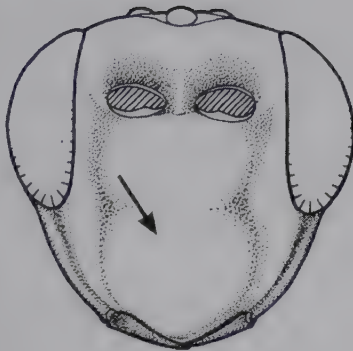


Figura 28.107

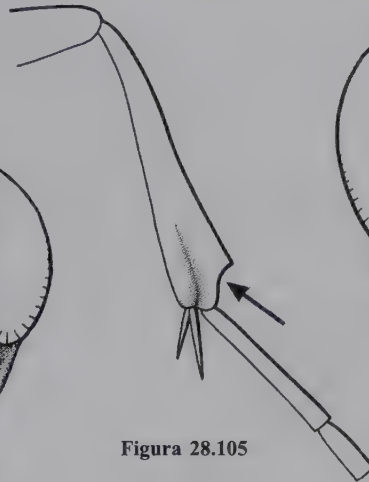


Figura 28.105

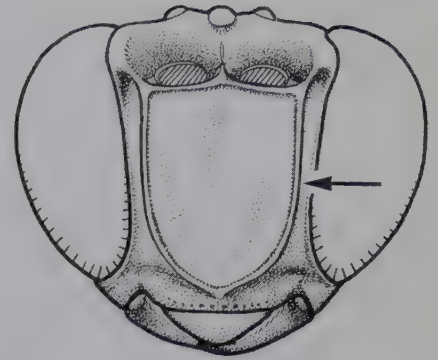


Figura 28.106

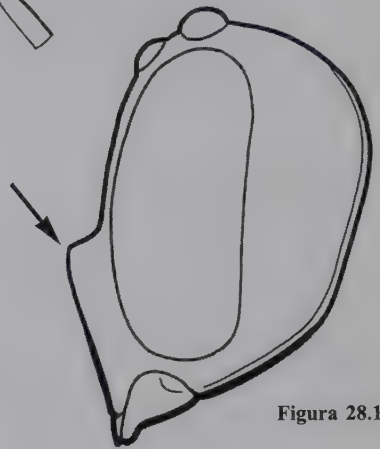


Figura 28.108

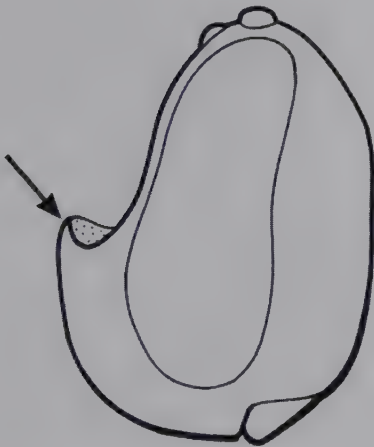


Figura 28.109

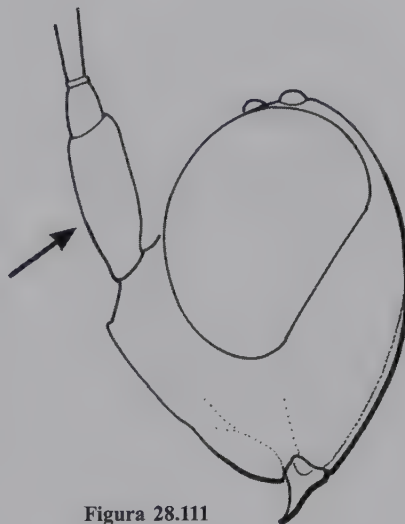


Figura 28.111

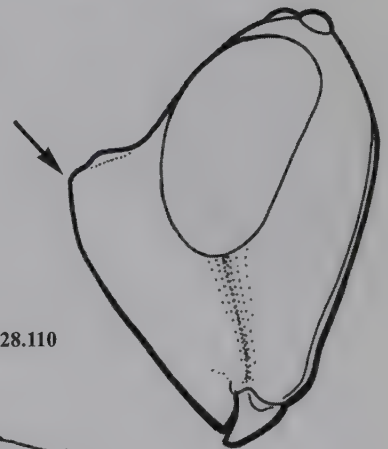


Figura 28.110

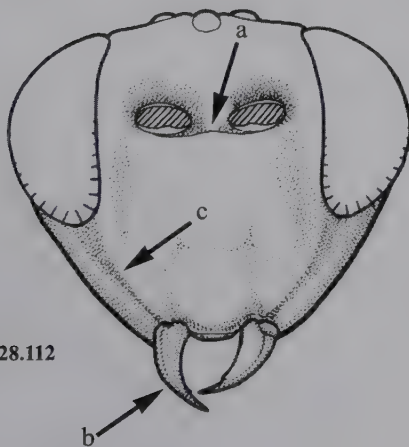


Figura 28.112

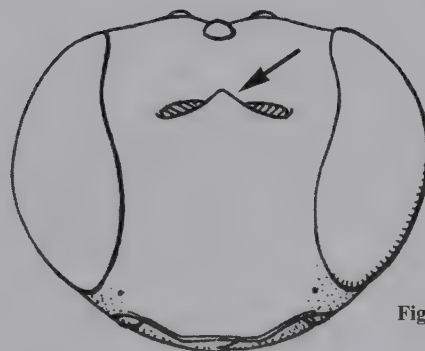


Figura 28.113

Figura 28.114

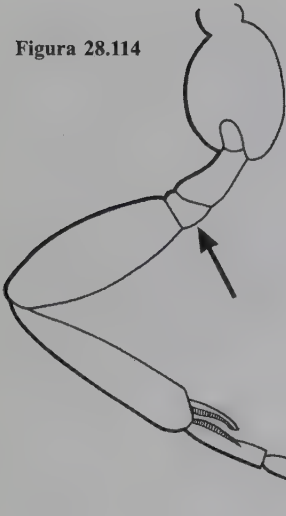


Figura 28.115

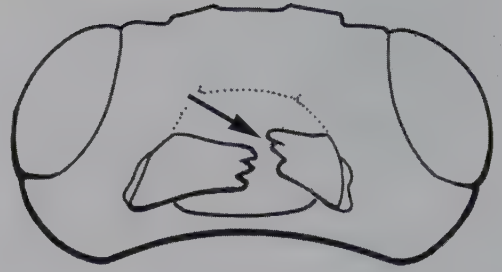
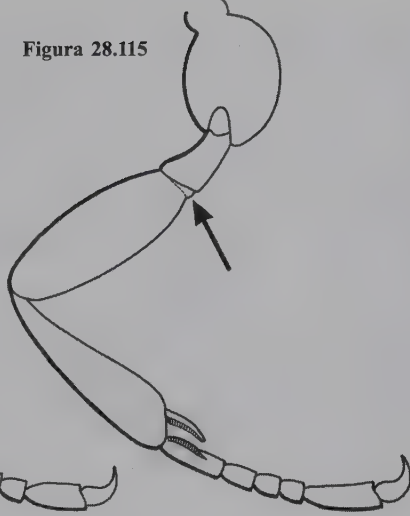


Figura 28.116

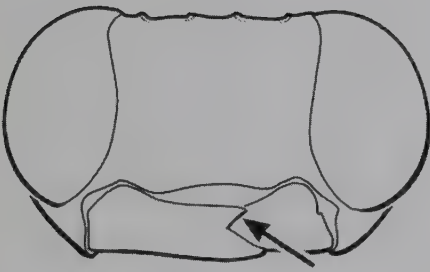


Figura 28.117

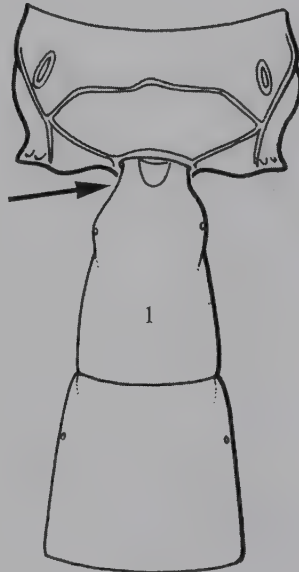


Figura 28.119

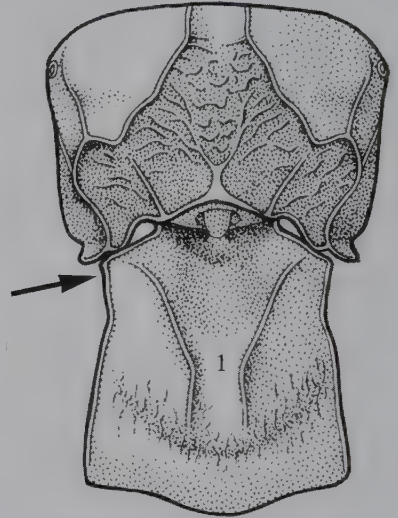


Figura 28.118

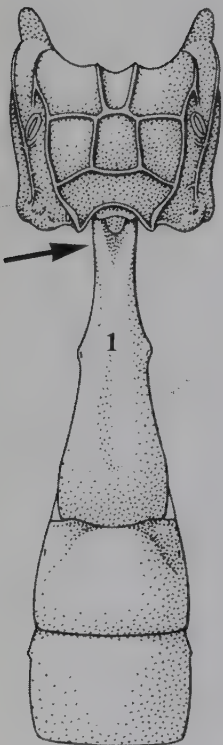


Figura 28.120

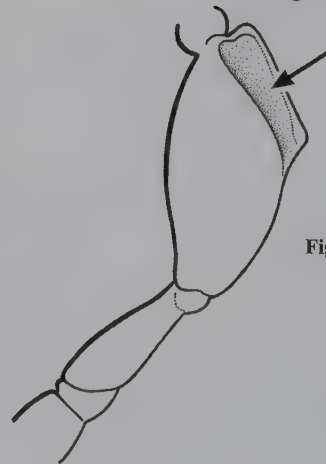


Figura 28.121

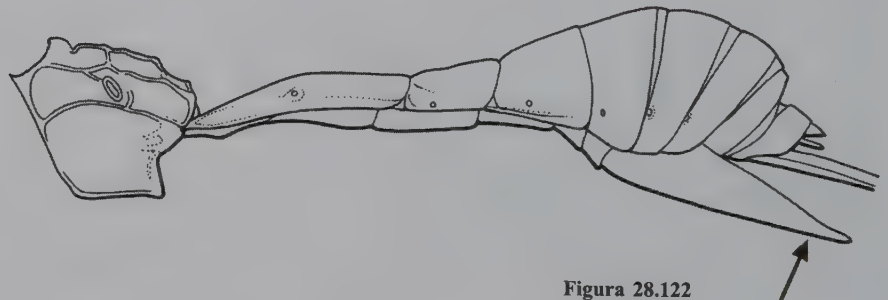


Figura 28.122

Figura 28.123

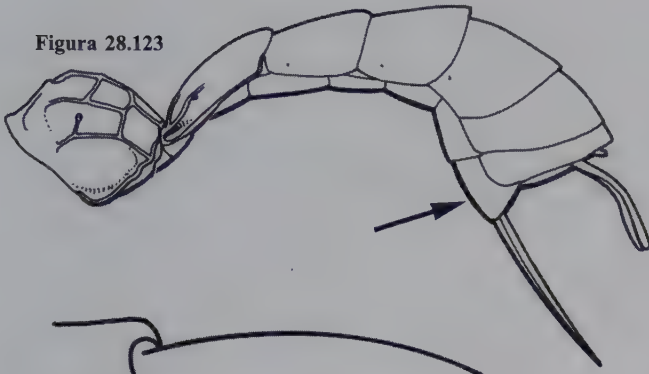


Figura 28.124

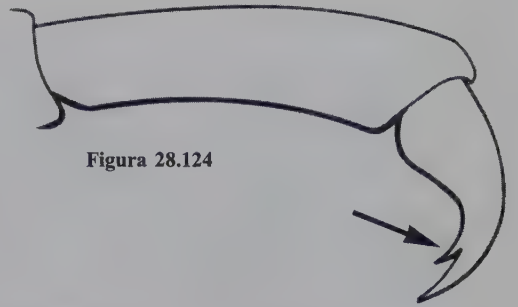


Figura 28.125

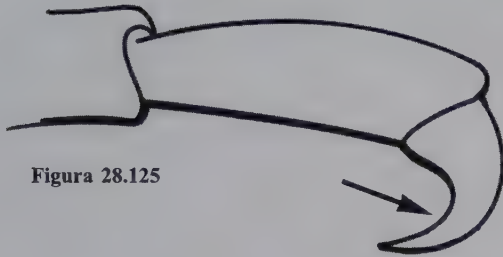


Figura 28.126

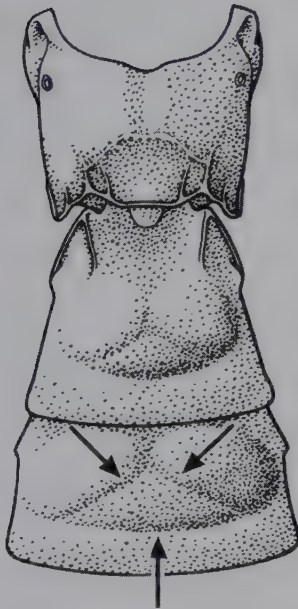
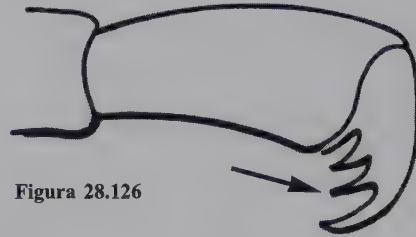


Figura 28.127

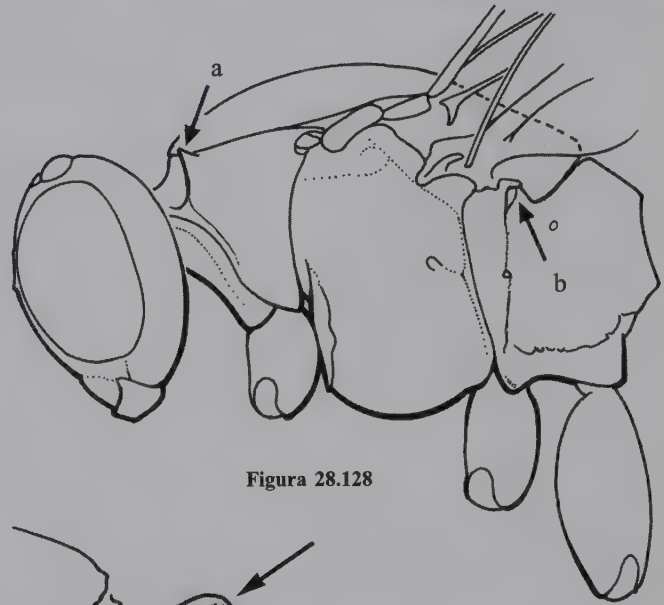


Figura 28.128

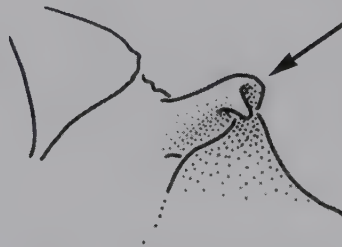


Figura 28.129

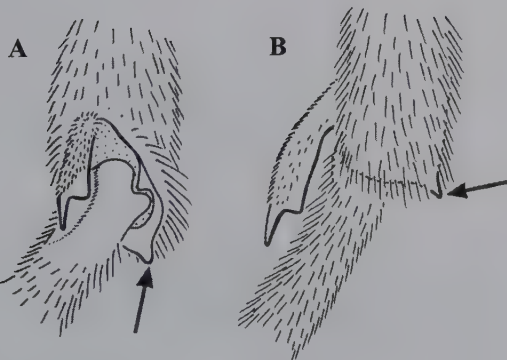


Figura 28.130

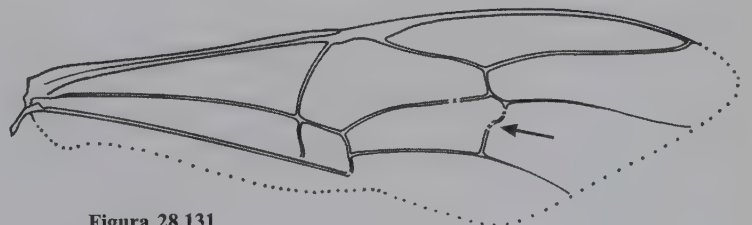


Figura 28.131

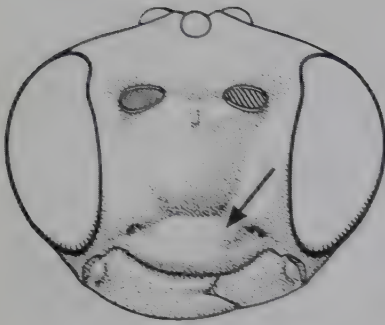


Figura 28.132

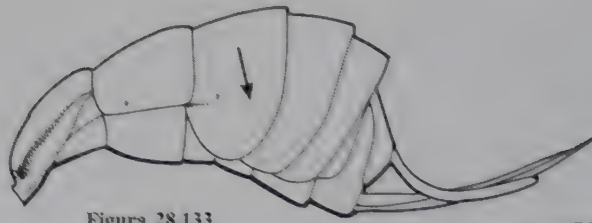


Figura 28.133

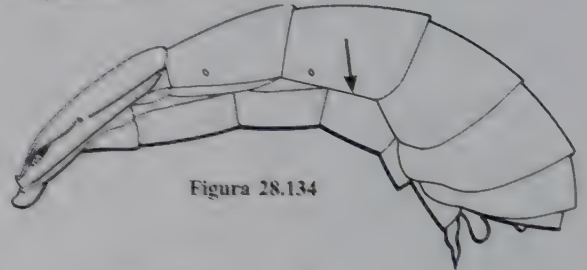


Figura 28.134

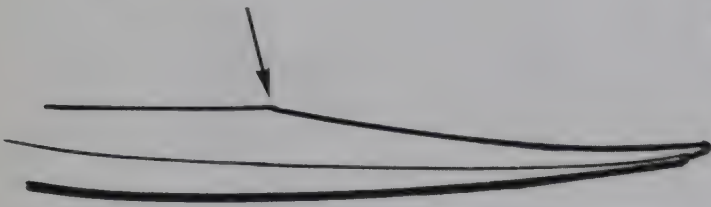


Figura 28.135

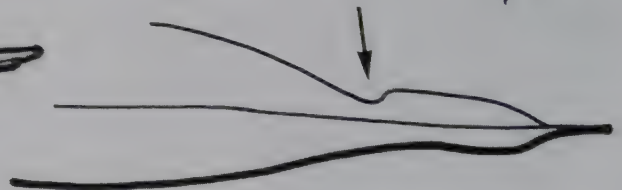


Figura 28.136

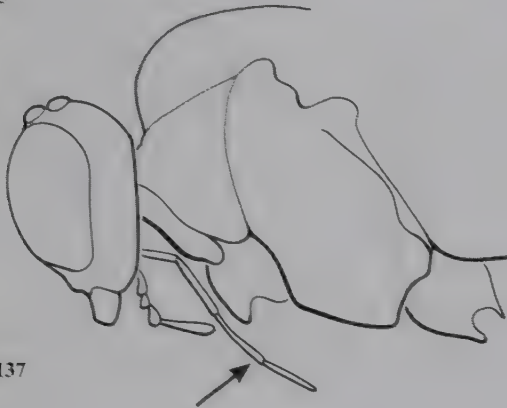


Figura 28.137

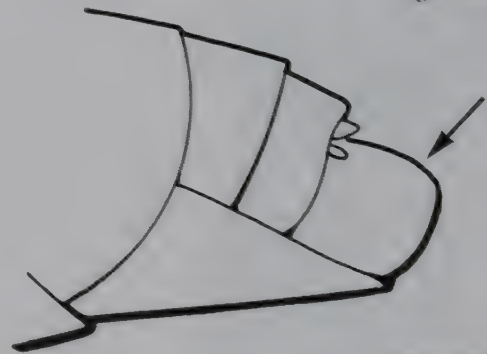
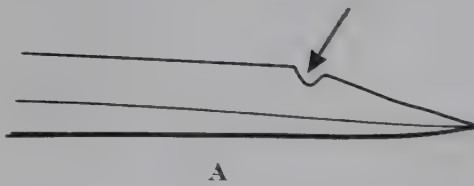


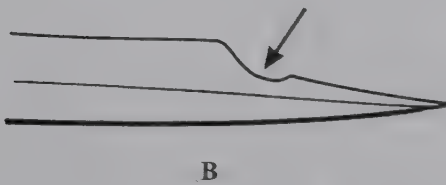
Figura 28.138



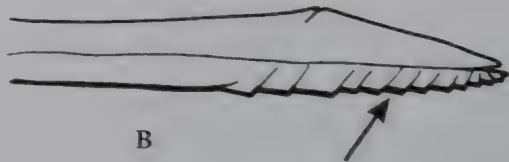
A



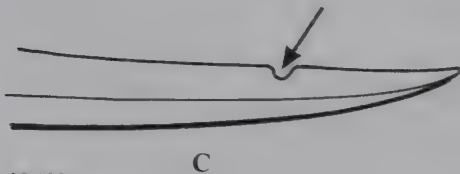
A



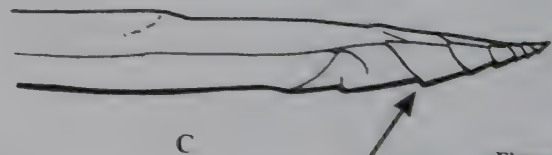
B



B



C



C

Figura 28.139

Figura 28.140



Figura 28.141

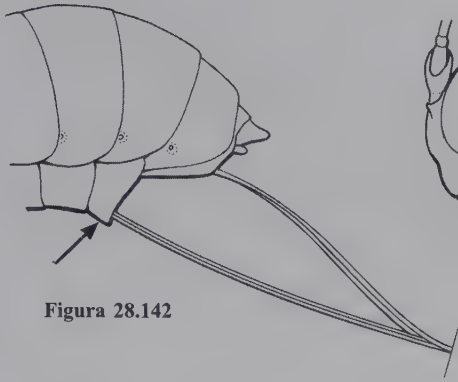


Figura 28.142

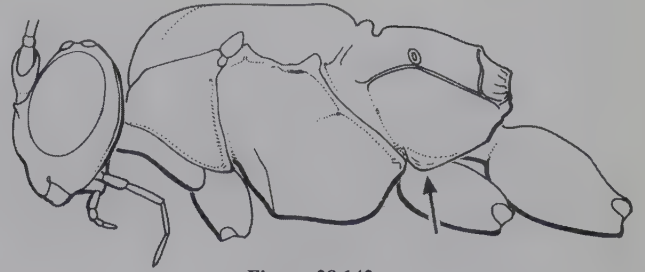


Figura 28.143

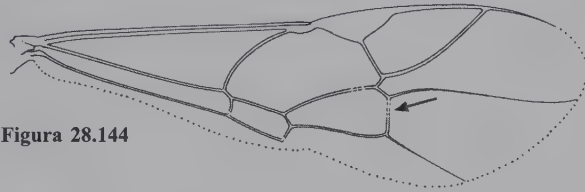


Figura 28.144

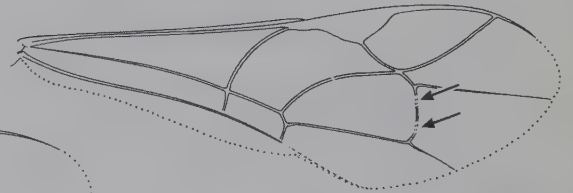


Figura 28.145

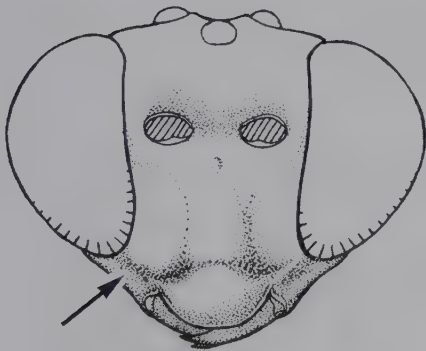


Figura 28.146

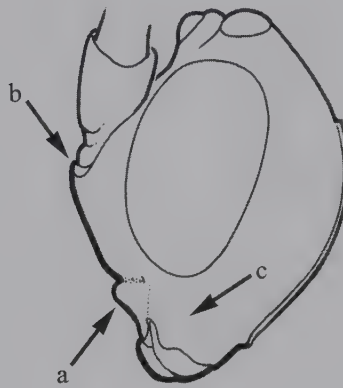


Figura 28.148

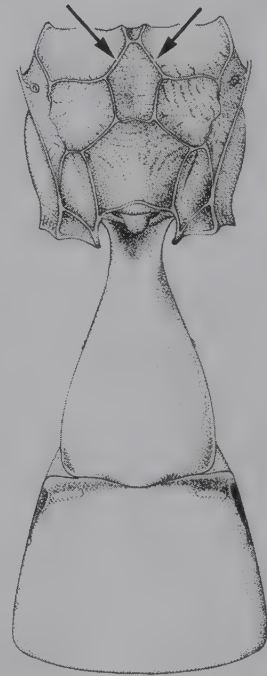


Figura 28.147

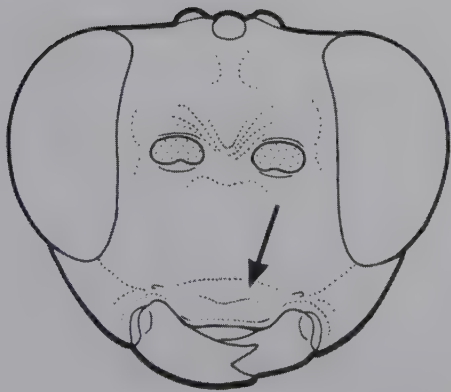


Figura 28.149

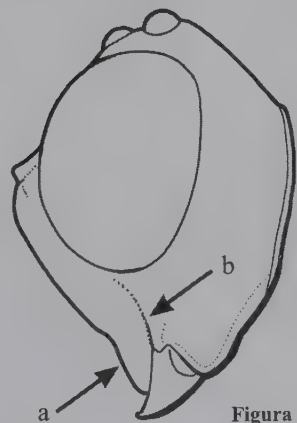


Figura 28.150

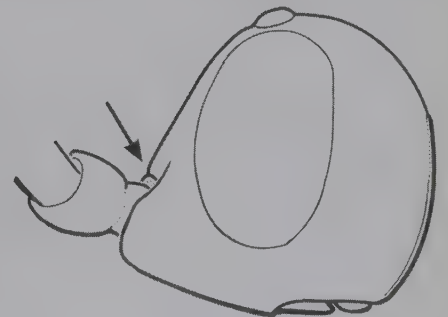


Figura 28.151

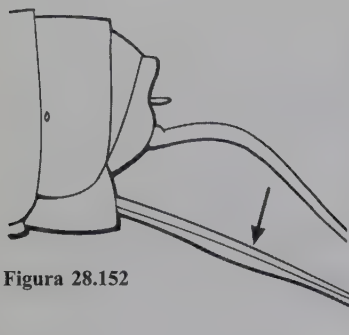


Figura 28.152

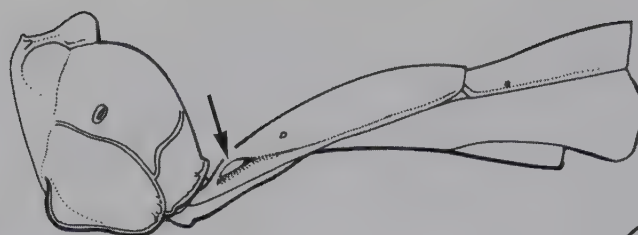


Figura 28.153

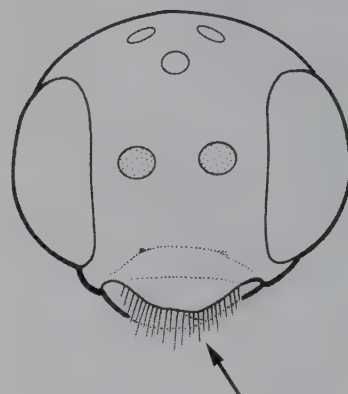


Figura 28.154

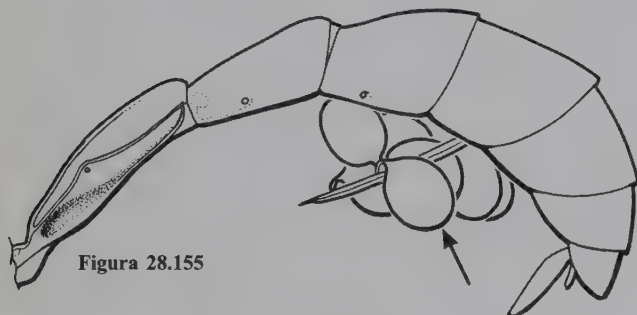


Figura 28.155

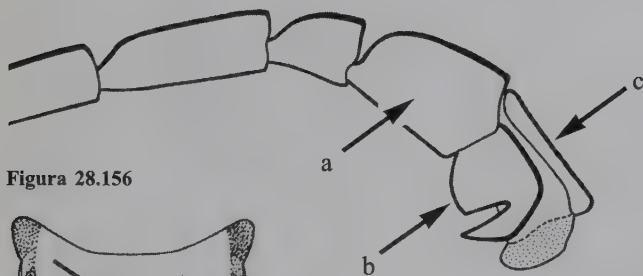


Figura 28.156

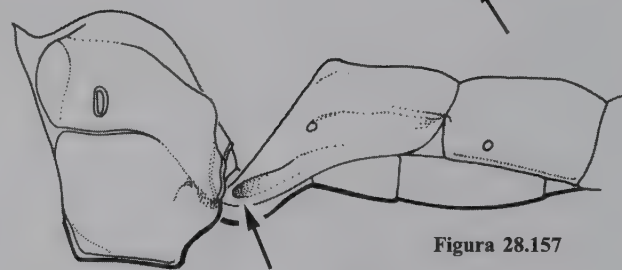


Figura 28.157

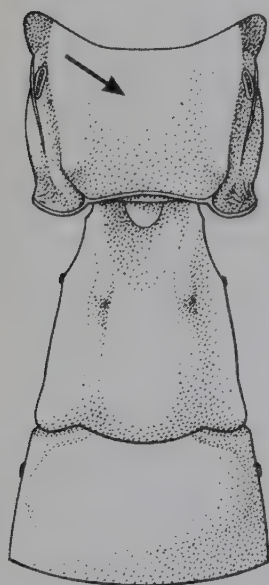


Figura 28.158



Figura 28.159



Figura 28.160



Figura 28.162

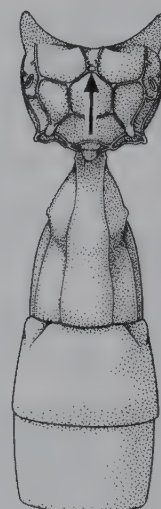


Figura 28.163

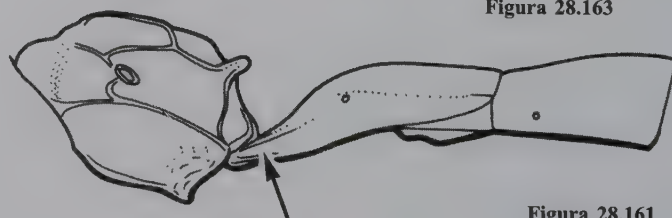


Figura 28.161

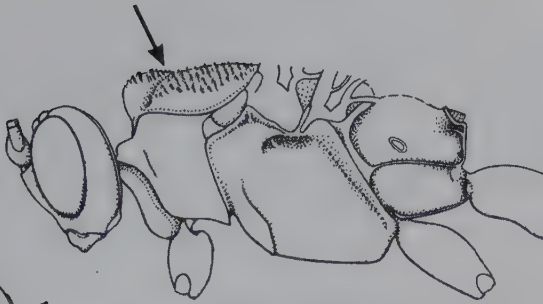


Figura 28.164

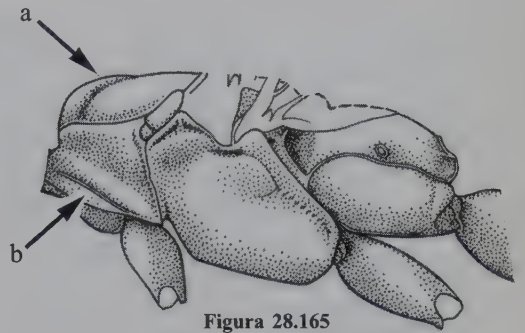


Figura 28.165



Figura 28.166

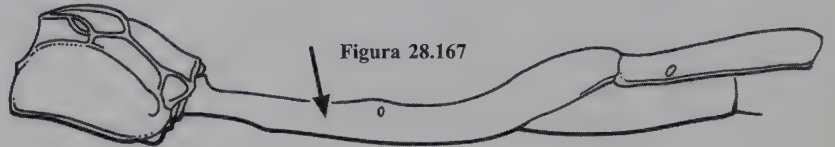


Figura 28.167

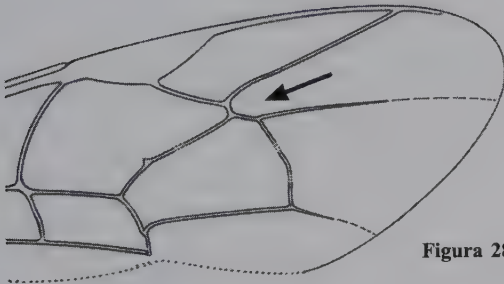


Figura 28.170

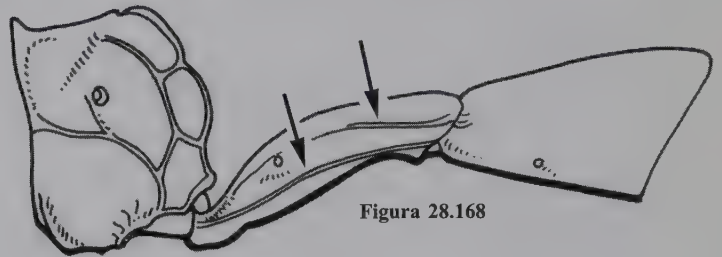


Figura 28.168

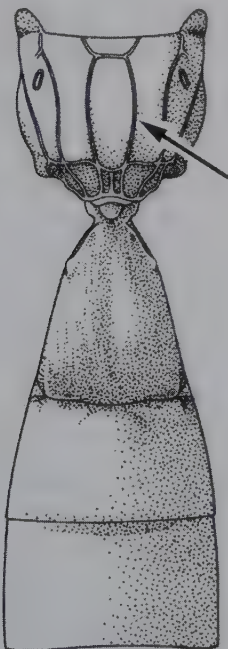


Figura 28.171

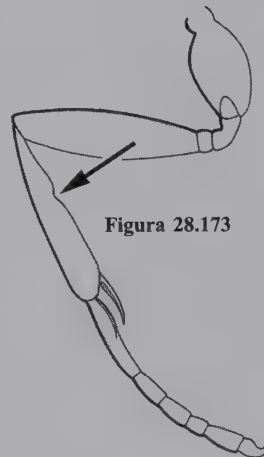


Figura 28.173

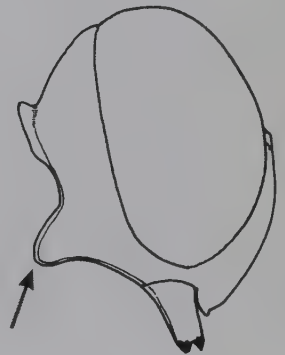


Figura 28.169

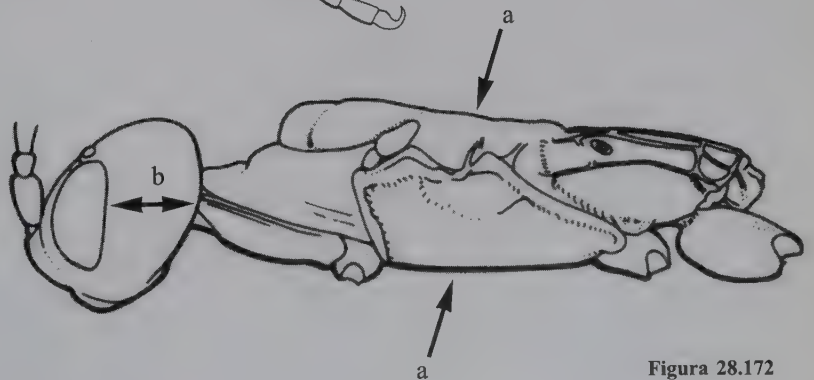


Figura 28.172

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a colegas, auxiliares, estudiantes y todas aquellas personas que contribuyeron de uno u otro modo a culminar con éxito la elaboración del manuscrito para este capítulo.

Agradecemos especialmente a Ilari Sääksjärvi por su ayuda en la elaboración del listado de géneros, que aparece en el Capítulo 99, y a Carolina Castillo por su aporte en la revisión de las claves.

Literatura citada

- Ashley, T. R., V. H. Waddill, E. R. Mitchell y J. Rye. 1982. Impact of native parasites on the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), in South Florida, and the release of the exotic parasite *Eiphosoma vitticole* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 11:833-837.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic insects*. Heinemann, London.
- Aubert, J. F. 1969. *Les ichneumonides ouest paléartiques et leurs hôtes* I. Paris.
- Austin, A. D. 1985. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators with special reference to the Australian fauna. *Journal of Natural History* 19:359-376.
- Barron, J. R. 1978. Systematics of the world Eucerotinae (Hymenoptera: Ichneumonidae). Part 2. Non-Nearctic species. *Naturaliste Canadien* 105:327-334.
- Belshaw, R., M. G. Fitton, E. Herniou, C. Gimeno y D. L. Quicke. 1998. A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology* 23:109-123.
- Bennett, A. M. R. 2001. Phylogeny of Agriotypinae (Hymenoptera: Ichneumonidae), with comments on the subfamily relationships of the basal Ichneumonidae. *Systematic Entomology* 26: 329-356.
- Carlson, R. W. 1979. Family Ichneumonidae, pp. 315-740, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Smithsonian Institution, Washington D. C.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw Hill, New York.
- Cushman, R. A. 1940. New genera and species of ichneumon-flies, with taxonomic notes. *Proceedings of the United States National Museum* 88:355-372.
- Dasch, C. E. 1971. Ichneumon-flies of America north of Mexico: 6. Subfamily Mesochorinae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 16:1-376.
- Dasch, C. E. 1974. Neotropic Mesochorinae (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 22:1-507.
- Dent, D. 2000. *Insect pest management*. CABI Publishing, Wallingford.
- Díaz, F. A. 2000. The Venezuelan species of *Pimpla* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9:246-253.
- Donovan, B. J. 1991. Life cycle of *Sphecoptera vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of some vespid wasps. *New Zealand Journal of Zoology* 18:181-192.
- Eggleton, P. 1989. *The phylogeny and evolutionary biology of the Pimplinae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ph. D. Thesis, University of London, London, England.
- Eggleton, P. 1990. Male reproductive behavior of the parasitoid wasp *Lytarmes maculipennis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecological Entomology* 15:357-360.
- Eggleton, P. y K. J. Gaston. 1990. «Parasitoid» species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? *Oikos* 59:417-421.
- Eggleton, P. y R. Belshaw. 1992. Insect parasitoids: An evolutionary overview. *Proceedings of the Royal Society of London B* 337:1-20.
- Evans, H. E. 1966. A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Memoirs of the American Entomological Society* 20:1-442.
- Evans, H. E. 1968. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera) IV. Examples of dual sex-limited mimicry in *Chrodomus*. *Psyche* 75:1-22.
- Finlayson, T. 1966. The false cocoon of *Hyposoter parorgyiae* (Vier.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *The Canadian Entomologist* 98:139.
- Finlayson, T. 1976. Cephalic structures and spiracles of final-instar larvae of the genus *Toxophoroides* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Lycoriniinae). *The Canadian Entomologist* 108:981-984.
- Fitton, M. G. 1985. The ichneumon-fly genus *Banchus* (Hymenoptera) in the Old World. *Bulletin of the British Museum (Natural History Entomology)* 51:1-60.
- Fitton, M. G. e I. D. Gauld. 1976. The family-group names of the Ichneumonidae (excluding Ichneumoninae) (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 1:247-258.
- Fitton, M. G. e I. D. Gauld. 1978. Further notes on family-group names of the Ichneumonidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 3:245-247.
- Fitton M. G., M. R. Shaw e I. D. Gauld. 1988. Pimpline ichneumon-flies. *Handbooks for the Identification of British Insects* 7(1):1-110.
- Franz, J. M. 1958. Studies on *Laricobus erichsoni* Rosenh. (Coleoptera: Derodontidae) a predator of chermesids. Part. I. Distribution, life history and ecology. *Entomophaga* 3:109-164.
- Gauld, I. D. 1976. The classification of the Anomaloniinae

- (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 33:1-135.
- Gauld, I. D. 1983. The classification, evolution and distribution of the Labeninae, an ancient southern group of Ichneumonidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 8:167-178.
- Gauld, I. D. 1984a. *An introduction to the Ichneumonidae of Australia*. British Museum (Natural History), London.
- Gauld, I. D. 1984b. The Pimplinae, Xoridinae, Acaenitinae and Lycorininae (Hymenoptera: Ichneumonidae) of Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 49(4):235-339.
- Gauld, I. D. 1986. Australian ichneumonids of the tribes Labenini and Poecilocryptini. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology* 2:107-149.
- Gauld, I. D. 1987. Some factors affecting the composition of tropical ichneumonid faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 30:299-312.
- Gauld, I. D. 1988a. A survey of the Ophioninae (Hymenoptera:Ichneumonidae) of tropical Mesoamerica with special reference to the fauna of Costa Rica. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 57(1):1-309.
- Gauld, I. D. 1988b. Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 35:351-377.
- Gauld, I. D. 1991. The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 47:1-589.
- Gauld, I. D. 1995. Ichneumonidae, pp. 390-431, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Gauld, I. D. 1997. The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. *Memoirs of the American Entomological Institute* 57:1-485.
- Gauld, I. D. 2000. The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* 63:1-453.
- Gauld, I. D. y M. G. Fitton. 1987. Sexual dimorphism in Ichneumonidae: a response to Hurlbutt. *Biological Journal of the Linnean Society* 31:291-300.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press and British Museum, Oxford.
- Gauld, I. D. y D. H. Janzen. 1994. The classification, evolution and biology of the Costa Rican species of *Cryptophion* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 110:297-324.
- Gauld, I. D. y K. Bradshaw. 1997. The subfamily Anomaloninae, pp. 13-176, en: The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. *Memoirs of the American Entomological Institute* 57:1-485.
- Gauld, I. D. y P. E. Hanson. 1997. The subfamily Diplazontinae, pp. 263-308, en: The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. *Memoirs of the American Entomological Institute* 57:1-485.
- Gauld, I. D. y V. Mallet. 2000. The subfamily Oxytorinae, pp. 422-433, en: The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* 63:1-453.
- Gauld, I. D. y D. B. Wahl. 2000. The Labeninae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a study in phylogenetic reconstruction and evolutionary biology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129: 271-347.
- Gauld, I. D. y S. Ward. 2000. The subfamily Brachycyrtinae, pp. 13-34, en: The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* 63:1-453.
- Gauld, I. D., K. J. Gaston y D. H. Janzen. 1992. Plant allochemicals, tritrophic interactions and the anomalous diversity of tropical parasitoids. The «nasty» host hypothesis. *Oikos* 65:353-357.
- Gauld, I. D., J. Ugalde y P. Hanson. 1998. Guía de los Pimplinae de Costa Rica (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Revista de Biología Tropical* 46:1-189.
- Gauld, I. D., C. Godoy, R. Sithole y J. Ugalde. 2002a. The Ichneumonidae of Costa Rica, 4. *Memoirs of the American Entomological Institute* 66:1-768.
- Gauld, I. D., D. Wahl y G. R. Broad. 2002b. The suprageneric groups of the Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a cladistic re-evaluation and evolutionary biological study. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136:421-485.
- Giraldo-Vanegas, H. y J. L. García. 1992. Determinación del número de instares de *Eiphosoma vitticollis* Cresson (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Boletín de Entomología Venezolana (N. S.)* 7:133-137.
- Gordh, G. y R. Hendrickson. 1976. Courtship behavior in *Bathyplectes anurus* (Thomson) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological News* 87:271-274.
- Greathead, D. J. 1986. Parasitoids in classical biological control, pp. 289-318, en: Waage, J. y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- Gupta, V. K. 1988 (1987). A revision of the genus *Microcharops* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 23:1-42.
- Gupta, S. y V. K. Gupta. 1983. Ichneumonologia orientalis. 9. The tribe Gabuniini (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Pacific Insects Monograph* 10:1-313.
- Hanson, P. E. e I. D. Gauld. 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Heinrich, G. H. 1960-1962. Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with particular reference to the northeastern region (Hymenoptera). Parts 1-6. *The Canadian Entomologist* 15:1-87, 18:89-205, 21:207-368, 23:369-505, 26:507-671, 27:675-802, 29:803-886.
- Hinz, R. 1983. The biology of the European species of the genus *Ichneumon* and related species (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 20:151-152.
- Janvier, H. 1967. Estudio biológico de algunos himenópteros de Chile. *Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos. Facultad de Filosofía y Educación, Universidad de Chile* 9:1-67.
- Janzen, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-701.
- Janzen, D. H. y C. M. Pond. 1975. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica.

- Transactions of the Royal Entomological Society, London* 127:33-50.
- Jerman E. J. e I. D. Gauld. 1988. *Casinaria*, a paraphyletic ichneumonid genus (Hymenoptera), and a revision of the Australian species. *Journal of Natural History* 22:589-609.
- Jervis, M. A. y N. A. C. Kidd. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews* 61:395-434.
- Kasparyan, D. R. 1981. *Fauna of the USSR. Hymenoptera* 3(1). *Ichneumonidae, subfamily Tryphoninae, tribe Tryphonini*. Oxonian Press, New Delhi (original en ruso).
- Kasparyan, D. R., E. Ruiz-Cancino y J. M. Coronado-Blanco. 2003. Composición taxonómica de la Fauna de Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) en México. *Entomológica Mexicana* 2:745-750.
- Kerrich, G. J. 1969. Description of an ichneumonid (hym.) that preys on egg-masses of weevils harmful to tea culture in Kenya. *Bulletin of Entomological Research* 59:469-472.
- LaSalle, J. 1993. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity, pp. 197-215, en: LaSalle, J. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, UK.
- Le Lannic, J. y J. P. Nénon. 1999. Functional morphology of the ovipositor in *Megarhyssa atrata* (Hymenoptera, Ichneumonidae) and its penetration into wood. *Zoomorphology* 119:73-79.
- Mathur, K. C. 1967. Notes on *Banchopsis ruficornis* Cameron (Hym.: Ichneumonidae) an internal larval parasite of *Heliothis armigera* (Hübner) in India. *Current Science* 36:356-357.
- Monnerat, R. G., A. A. Kirk y D. Bordat. 2002. Biology of *Diadegma* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), from Reunion Island. *Neotropical Entomology* 31(2): 271-274.
- Nénon J. P., N. Kacem y J. Le Lannic. 1997. Structure, sensory equipment and secretions of the ovipositor in a giant species of Hymenoptera: *Megarhyssa atrata* F. (Ichneumonidae, Pimplinae). *The Canadian Entomologist* 129:789-799.
- Okine, S. J., E. R. Mitchell y G.Y. Hu. 1996. Low temperature effect on viability of *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae) pupae and effect of this parasitoid on feeding rate of diamondback moth larvae (Lepidoptera: Plutellidae). *Florida Entomologist* 79:504-509.
- Parker, H. L., P. A. Berry y A. Silveira. 1950. Vegetable weevils and their natural enemies in Argentina and Uruguay. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1016:1-28.
- Porter, C. C. 1967a. A revision of the South American species of *Trachysphyrus*. *Memoirs of the American Entomological Institute* 10:1-368.
- Porter, C. C. 1967b. A review of the Chilean genera of Mesostenini. *Studia Entomologica* 10:469-416.
- Porter, C. C. 1970a. The genus *Anacis* in Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 26:9-22.
- Porter, C. C. 1970b. A revisión of the South American species of *Itopectis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Acta Zoológica Lilloana* 26:63-104.
- Porter, C. C. 1970c. A revisión of the South American species of *Coccygomimus* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Studia Entomologica* 13:1-192.
- Porter, C. C. 1971. A revision of the genus *Dotocryptus*. *Acta Zoológica Lilloana* 26:211-35.
- Porter, C. C. 1973. A revision of the South American species of *Mesostenus*. *Acta Zoológica Lilloana* 31:27-46.
- Porter, C. C. 1980. Zoogeografía de la fauna latinoamericana de Ichneumonidae. *Acta Zoológica Lilloana* 36:5-46.
- Porter, C. C. 1985a. A revision of *Cosmiocryptus* in the coastal desert of Perú and north Chile. *Psyche* 92:463-492.
- Porter, C. C. 1985b. *Trachysphyrus* and the new genus *Aeliopotes* in the coastal desert of Perú and North Chile. *Psyche* 92:513-545.
- Porter, C. C. 1987. A revision of the Chilean Mesostenini (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 23:1-164.
- Porter, C. C. 1998. Guía de los géneros de Ichneumonidae en la región neantártica del sur de Sudamérica. *Opera Lilloana* 42:1-234.
- Pschorn-Walcher, H. 1967. Biology of the ichneumonid parasites of *Neodiprion sertifer* (Geoffroy)(Hym.: Diprionidae) in Europe. *Technical Bulletin of the Commonwealth Institute of Biological Control* 8:7-51.
- Pschorn-Walcher, H. y K. D. Zinnert. 1971. Investigations on the ecology and natural control of the larch sawfly (*Pristiphora erichsonii* Htg.) (Hym.: Tenthredinidae) in Central Europe. Part II. Natural enemies: their biology and ecoogy, and their role as mortality factors in *P. erichsonii*. *Technical Bulletin if the Commonwealth Institute of Biological Control* 14:1-50.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman y Hall, London.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. N. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to Ichneumonoidea. *Journal of Natural History* 28:635-682.
- Quicke, D. L. J., R. A. Wharton y H. Sitterz-Bhatkar. 1997. Antero-lateral abdominal scent glands of braconinae wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research* 6:219-230.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, D. G. Notton, G. R. Broad y K. Dolphin. 2000. Phylogeny of the subfamilies of Ichneumonidae (Hymenoptera): a simultaneous molecular and morphological analysis, pp.74-83, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera. Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Rathcke, B. J. y P. W. Price. 1976. Anomalous diversity of tropical ichneumonid parasitoids: A predation hypothesis. *American Naturalist* 110:889-902.
- Rotheray, G. E. 1981. Host searching and oviposition behavior by some parasitoids of aphidophagous Syrphidae. *Ecological Entomology* 6:79-87.
- Rotheray, G. E. 1990. A new species of *Bioplasis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Scotland parasitising a

- mycophagous hoverfly, *Cheilosia longula* (Diptera: Syrphidae). *Entomologica Scandinavica* 21:277-280.
- Sääksjärvi, I., E. Palacio, I. D. Gauld, R. Jussila y J. Salo. 2003. A new genus and six new species of the tropical *Camptotypus* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae) from northern South America. *Zootaxa* 197:1-18.
- Sharkey, M., y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Shaw, M. R. 1999. Gregarious development in endoparasitic koinobiont Ichneumonidae. *Entomologist's Gazette* 50: 55-56.
- Shaw, M. R. y D. B. Wahl. 1989. The biology, egg and larvae of *Acaenitus dubitator* (Panzer) (Hymenoptera: Ichneumonidae: Acaenitinae). *Systematic Entomology* 14:117-125.
- Short, J. T. R. 1978. Larvae of Ichneumonidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 25:1-508.
- Sime, K. R. y D. B. Wahl. 2002. The cladistics and biology of the *Callajoppa* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae, Ichneumoninae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134:1-56.
- Slovák, M. 1984. New data about developmental stages of *Exetastes cinctipes* (Hym., Ichneumonidae). *Biológia (Bratislava)* 39:611-616.
- Slovák, M. 1986. Mating behavior in laboratory rearing *Exetastes cinctipes* (Hym., Ichneumonidae). *Biológia (Bratislava)* 41:543-548.
- Talekar, N. S. y A. M. Shelton. 1993. Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annual Review of Entomology* 38:275-301.
- Thompson, W. R. 1957. *A catalogue of the parasites and predators of insect pests* 2(4):333-561.
- Townes, H. K. 1940. A revision of the Pimplini of eastern North America (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Annals of the Entomological Society of America* 33:283-323.
- Townes, H. K. 1958. Some biological characteristics of the Ichneumonidae (Hymenoptera) in relation to biological control. *Journal of Economic Entomology* 51:650-652.
- Townes, H. K. 1969. The genera of Ichneumonidae. Part 1. *Memoirs of the American Entomological Institute* 11:1-300.
- Townes, H. K. 1970a. The genera of Ichneumonidae. Part 2. *Memoirs of the American Entomological Institute* 12:1-537.
- Townes, H. K. 1970b. The genera of Ichneumonidae. Part 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* 13:1-307.
- Townes, H. K. 1971. The genera of Ichneumonidae. Part 4. *Memoirs of the American Entomological Institute* 17:1-372.
- Townes, H. R. y M. Townes. 1959. Ichneumon flies of America north of Mexico. Part 1. Subfamily Metopiinae. *United States National Museum Bulletin* 216(1):1-318.
- Townes, H. R. y M. Townes. 1960. Ichneumon flies of America north of Mexico. Part 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, Acaenitinae. *United States National Museum Bulletin* 216(2):1-676.
- Townes, H. R. y M. Townes. 1966. A catalogue and reclassification of the neotropic Ichneumonidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 8:1-367.
- Townes, H. R. y M. Townes 1978. Ichneumon flies of America north of Mexico. Part 7. Nearctic Lissonotini & Banchini. *Memoirs of the American Entomological Institute* 26:1-614.
- Varley, G. C. 1964 (1965). A note on the life history of the ichneumon fly *Euceros unifasciatus* Voll. with a description of its planidium larva. *Entomologist's Monthly Magazine* 100:113-116.
- Vinson, S. B. 1985. The behavior of parasitoids, pp. 417-469, en: Kerkut, F. A. y L. I. Gilbert (eds.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology* 9. Pergamon Press, New York.
- Wahl, D. B. 1986. Larval structures of oxytorines and their significance for the higher classification of some Ichneumonidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 11:117-127.
- Wahl, D. B. 1987. A revision of *Venturia* North of Central America (Hymenoptera: Ichneumonidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 53:275-356.
- Wahl, D. B. 1988. A review of the mature larvae of Banchini and their phylogenetic significance, with comments on the Stilbopinae (Hymenoptera: Ichneumonidae), pp. 147-161, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research*. Leiden. The Netherlands.
- Wahl, D. B. 1990. A review of the mature larvae of Diplazontinae, with notes on larvae of Acaenitinae and Orthocentrinae and proposal of two new subfamilies (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Natural History* 24:27-52.
- Wahl, D. B. 1993a. Family Ichneumonidae, pp. 396-448, en: Huber, J. T. y H. H. Goulet (eds.). *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families*. Research Branch, Publication 1894/E, Agriculture Canada.
- Wahl, D. B. 1993b. Cladistics of the genera of Mesochorinae (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Systematic Entomology* 18:371-387.
- Wahl, D. B. 1993c. Cladistics of the Ichneumonid Subfamily Labeninae (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomologia Generalis* 18(1/2):91-105.
- Wahl, D. B. e I. D. Gauld. 1998. The cladistics and higher classification of the Pimpliformes. *Systematic Entomology* 23:265-298.
- West-Eberhard, M. J., J. M. Carpenter y P. E. Hanson. 1995. The vespid wasps (Vespidae), pp. 561-587, en: Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Xu, J., A. M. Shelton y X. Cheng. 2001. Variation in susceptibility of *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to permethrin. *Journal of Economical Entomology* 94:541-546.
- Yu, D. S. y K. Horstmann. 1997. A catalogue of World Ichneumonidae (Hymenoptera). Part 1: Subfamilies Acaenitinae to Ophioninae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 58:1-763.

CAPÍTULO 29

Familia Braconidae

D. F. Campos y M. J. Sharkey

Introducción

Braconidae constituye una de las familias más diversas dentro de los insectos; se han descrito cerca de 17.500 especies (Yu *et al.* 2004) y se estiman al menos 40.000 en todo el mundo. Los registros más antiguos de la familia Braconidae datan del Cretáceo inferior (Rasnitsyn 1983; Rasnitsyn y Sharkey 1988; Darling y Sharkey 1990; van Achterberg 2001; Brothers y Rasnitsyn 2003). Dentro de este registro fósil se encuentran representantes de los géneros *Protorhyssalus* (Basibuyuk *et al.* 1999; Quicke *et al.* 1999), *Heterospilus*, *Parahormius* y *Dirrhope* (Belshaw *et al.* 2001; Poinar *et al.* 2002; Whitfield 2002).

La gran diversidad y las numerosas estrategias de parasitismo hacen de esta familia un grupo dominante en la regulación de especies (Gaston 1991, LaSalle y Gauld 1991); por este motivo su estudio se centra en la eficiencia para el control biológico de insectos plaga (Wharton 1993; LaSalle y Gauld 1993), el gran potencial como



Figura 29.1

indicador de riqueza y estabilidad de ecosistemas naturales e intervenidos (Gauld y Bolton 1988; Shaw y Huddleston 1991; Hawkins *et al.* 1992; Kato 1994; Lewis y Whitfield 1999; Whitfield y Lewis 2001) y su utilidad en el estudio de las interacciones parasitoide-hospedero (Beckage 1993; Stoltz y Whitfield 1992; Whitfield 1992; Whitfield 2002).

La mayor parte de la información presentada en este capítulo es una adaptación y actualización de Wharton *et al.* (1997)

Diagnosis

Mandíbula bidentada (algunas veces exodonta, con tres a siete dientes), antenas generalmente con más de 14 segmentos, vena transversal 2m-cu del ala anterior ausente (Figura 27.2e) excepto en *Apoxys penyai* Mason (especie conocida únicamente de Chile). Vena Rs+M del ala anterior con frecuencia presente (Figura 27.2f). Vena 1r-m del ala posterior basal a la separación de R1 y Rs (Figura 27.2g) y tergos metasomales 2 y 3 fusionados (Figura 27.2h).

Filogenia

La familia Braconidae conforma un grupo monofilético soportado por evidencias morfológicas y moleculares (Sharkey y Wahl 1992; Dowton y Austin 1994; Dowton *et al.* 1998, 2002; Quicke *et al.* 1999). Los trabajos de Tobias (1967a), van Achterberg (1984a, 1988a); Quicke y van Achterberg (1990); Wharton *et al.* (1992) y van Achterberg y Quicke (1992) representan las primeras propuestas de clasificación en un contexto filogenético; desde entonces

se realizan numerosos trabajos que intentan resolver la filogenia interna utilizando distintos caracteres entre ellos: estructuras cefálicas (Čapek 1970), glándulas abdominales (Buckingham y Sharkey 1988), estructuras en el ovipositor (Edson y Vinson 1979; Quicke *et al.* 1992, 1996, 1997) y caracteres moleculares (Belshaw y Quicke 1997, 2002; Belshaw *et al.* 1998, 2000, 2001, 2003; Wharton *et al.* 1997; Whitfield 1997; Dangerfield *et al.* 1999; Dowton *et al.* 1998, 2002; Dowton, 1999; Mardulyn and Whitfield, 1999; Quicke y Belshaw 1999; Quicke *et al.* 1999; Kambhampati *et al.* 2000; Chen *et al.* 2003; Sanchis *et al.* 2000; Wharton 2000; Whitfield *et al.* 2002).

En general, la ausencia de caracteres informativos y el alto nivel de homoplasias, son las principales causas de la falta de resolución de la filogenia dentro de la familia (Belshaw *et al.* 1998); sin embargo, aunque no existe un total acuerdo acerca de las relaciones entre subfamilias, se reconocen tres grandes grupos que han permitido establecer algunas teorías acerca de la evolución del parasitismo dentro de los Braconidae:

- El grupo de los «ciclóstomos» se caracteriza por una abertura sobre las mandíbulas, formada por clipeo cóncavo y labro deprimido. Está conformado por las subfamilias Doryctinae, Rogadinae, Braconinae, Hormiinae *s. l.*, Apozyginae, Betylobraconinae, Masoninae, Gnampodontinae, Alysinae, Opiinae y Aphidiinae. Este grupo es soportado por evidencias morfológicas y moleculares (Belshaw y Quicke 1997, 2002; Belshaw *et al.* 1998, 2000, 2001, 2003).
- El grupo «helconoide», conformado por las subfamilias Ichneutinae, Helconinae, Blacinae, Cenocoeliinae, Macrocentrinae, Meteorideinae, Microtypinae, Orgilinae, Agathidinae, Euphorinae, Meteorinae, Sigalphinae y Homolobinae, no tiene soporte morfológico o molecular; sin embargo, todos sus integrantes son endoparasitoides koinobiontes.
- El grupo «microgastroide», con las subfamilias Adeliinae, Cheloninae, Microgastrinae, Miracinae, Cardiochilinae y Mendesellinae, es soportado por evidencias morfológicas (Whitfield 1992) y moleculares (Belshaw *et al.* 1998, Dowton y Austin 1998, Whitfield *et al.* 2002), y algunas características biológicas entre las que se destacan endoparasitismo, koinobiosis de larvas de lepidópteros y simbiosis con partículas virales (Whitfield 1997a, 1998, 2002, 2003; Whitfield y Mason 1994; Whitfield *et al.* 2002).

Taxonomía

La clasificación al nivel de subfamilias y tribus ha sido inestable, hecho que se evidencia en la existencia de subfamilias

bien definidas y otras que se mantienen más como una solución práctica que como grupos naturales.

Los primeros estudios en la clasificación interna de Braconidae fueron las propuestas intuitivas de Haliday (1833), Nees von Esenbeck (1818) y Wesmael (1835). Posteriormente Förster (1862) publicó una clasificación con 26 familias organizadas jerárquicamente; la mayoría de los nombres propuestos en esta clasificación se mantiene actualmente al nivel de subfamilia o tribu. El siguiente trabajo de clasificación fue el de Marshall en 1885, quien combinó los trabajos de Wesmael y Förster publicando el primer trabajo monográfico de los Braconidae. Posteriormente a estos trabajos pioneros, siguieron las propuestas de Ashmead (1900), Szepligeti (1904), Telenga (1955), Achterberg (1993), Sharkey (1993), Wharton *et al.* (1997), Wharton (2000); Wharton y Achterberg (2000). Actualmente no existe una clasificación única de subfamilias y tribus; en este capítulo se usa la clasificación de subfamilias utilizada por Wharton *et al.* (1997).

El conocimiento taxonómico de la familia Braconidae en el Neotrópico es incipiente; las especies descritas pueden encontrarse en los catálogos mundiales de Shenefelt (1969, 1970 a, b, 1972, 1973a, b, 1974, 1975, 1978, 1980); Fischer (1971, 1972, 1977, 1987) y los catálogos de De Santis (1967 y 1980) para Argentina y Brasil. Actualmente existe un catálogo mundial disponible en formato digital (Yu *et al.* 2004) y también una lista de los géneros neotropicales (Campos 2001).

La fauna del Neotrópico ha sido estudiada de forma local, en una serie de trabajos citados por Wharton *et al.* (1997). Después de esta publicación, se destacan los trabajos realizados en Brasil (Scatolini y Pentead-Dias 1997; Marchiori y Pentead-Dias 2002; Cirelli y Pentead-Dias 2003; Scatolini y Pentead-Dias 2003), Colombia (Campos 2004), México (Delfin y León 1997; López 1997; Sánchez, *et al.* 1998; Delfin y Burgos 2000; Delfin *et al.* 2002), Perú (Redolfi 1994) y Venezuela (Briceño 1999). Los trabajos de revisión y descripción al nivel de género y especie son mencionados en cada una de las subfamilias incluidas en este capítulo.

Biología

La diversidad de la familia Braconidae, se refleja en sus numerosas estrategias de parasitismo; ellos pueden ser endo o ectoparasitoides con estrategia idiobionte o koinobionte. De acuerdo con las especies conocidas, los braconidos parasitan principalmente insectos holometábolos en fase de huevo-larva o larvas; el parasitismo de adultos o ninfas de hemimetábolos ocurre solo en las subfamilias Aphidiinae y Euphorinae. Algunos géneros son fitófagos; es el caso de *Monitoriella* (Infante *et al.* 1995), *Allorhogas* Gahan (Macê-

do y Monteiro 1989; Marsh 1991) y algunas especies de *Psenobolus* Reinhard (Marsh 1997).

Uno de los aspectos más sobresalientes en la biología de los braconídeos son los distintos grados de especialización utilizados para vencer el sistema inmune del hospedero; éstos van desde glándulas especializadas de veneno hasta complejas simbiosis con partículas virales (Quicke 1997a; Whitfield 1992, 2002, 2003; Beckage 1993; Stoltz y Whitfield 1992; Whitfield y Asgari 2003; Beckage y Gelman 2004). Dada la enorme diversidad de comportamientos y adaptaciones de las interacciones parasitoide-hospedero, es casi imposible generalizar acerca de la biología de Braconidae, mas aún cuando se desconoce la mayoría de especies en regiones como el Neotrópico. Los detalles conocidos de la biología de cada subfamilia se resumen en la Tabla 29.1.

Importancia económica

Los braconídeos, tienen una gran eficiencia como controladores de insectos plaga (Wharton 1993; LaSalle y Gauld 1991; 1993) y un gran potencial como indicadores de riqueza y estabilidad en un ecosistema (Gauld y Bolton 1988; Shaw y Huddleston 1991; Kato 1994; Lewis y Whitfield 1999; Whitfield y Lewis 2001).

Por otra parte, dado su enorme espectro de estrategias, conforman uno de los principales grupos de interés en la investigación de la evolución de las interacciones parasitoide-hospedero, así como de la simbiosis con virus (Beckage 1993; Stoltz y Whitfield 1992; Whitfield 1992; Whitfield 2002).

Clave para subfamilias neotropicales de Braconidae

Adaptación de la clave de Sharkey (1997a)

- 1 Apteros o con alas reducidas62
- Alas completamente desarrolladas2

- 2(1) Exodonte, las mandíbulas no se tocan cuando se cierran; mandíbula con tres o más dientes dirigidos hacia afuera (Figura 29.2) **Alysiinae**
- Endodonte, las mandíbulas se traslapan cuando se cierran; mandíbula con dos dientes dirigidos hacia adentro (Figuras 29.3, 29.4); clipeo con margen apical convexo, plano (Figura 29.4) o cóncavo 3

- 3(2) Labro completamente oculto por el clipeo, si está expuesto es plano o convexo (Figura 29.4) 4
- Labro expuesto y cóncavo, clipeo con margen apical cóncavo (Figura 29.3)..... 49

- 4(3) Carena occipital completamente ausente (Figura 29.5) 5
- Carena occipital presente, completa (Figuras 29.6) o incompleta (Figuras 29.7, 29.8).....8

- 5(4) Ala anterior con vena Rs no alcanzando el margen alar como vena tubular (Figuras 29.36, 29.42) 6
- Ala anterior con vena Rs alcanzando el margen alar como vena tubular (Figuras 29.38, 29.39).....8

- 6(5) Ala anterior con vena m-cu tubular (Figuras 29.54) ... 46
- Ala anterior con vena m-cu ausente o no tubular (Figura 29.36) 7

- 7(6) Mesotibia con espinas preapicales (Figura 29.28) **Agathidinae**

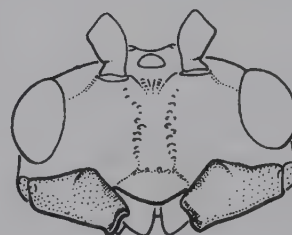


Figura 29.2

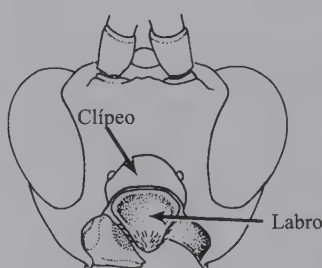


Figura 29.3

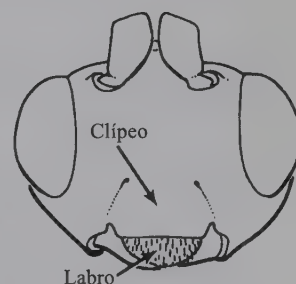


Figura 29.4



Figura 29.5

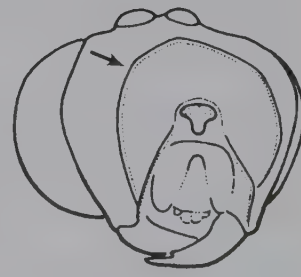


Figura 29.6

- Mesotibia sin espinas preapicales (Figura 29.29), venación ala anterior (Figura 29.36) **Ichneutinae**

8(4, 5) Tergos metasomales TI - TIII fusionados, formando un caparazón (Figuras 29.13, 29.14) **9**

- Tergos metasomales TI - TIII no fusionados (Figuras 29.11, 29.12) **11**

9(8) Ala anterior con vena r-m presente (Figura 29.40) ... **10**

- Ala anterior con vena r-m ausente (Figura 29.41) **13**

10(9) T I-TII fusionados, caparazón completo, sin articulación (Figura 29.13) **Cheloninae**

- TI-TII no fusionados, caparazón con fisura y articulación (Figura 29.14) **Sigalphinae**

11(8) Carena epicnemial ausente (Figura 29.30) **12**

- Carena epicnemial presente (Figura 29.31) **15**

12(11) TII con un área transversa elevada diferenciada por un surco (Figura 29.15) **Gnamptodontinae**

- TII sin área transversa elevada (Figura 29.16) **13**

13(9,12) Ala anterior con vena Rs no alcanzando el borde marginal como vena tubular (Figura 29.42) ... **Adeliinae**

- Ala anterior con vena Rs alcanzando el borde marginal como vena tubular (Figura 29.39) **14**

14(13) Ala anterior con vena anal transversal 1a presente (Figura 29.39) **Ichneutinae**

- Ala anterior con vena anal transversal 1a ausente (Figura 29.38) **Opiinae**

15(11) Ala posterior con vena 2m-cu presente (Figura 29.67); espiráculo de TII en terguito medio (Figura 29.11) **Betylobraconinae**

- Ala posterior con vena 2m-cu ausente (Figura 29.68); espiráculo de TII en terguito lateral (Figura 29.12) ... **16**

16(15) Distancia del margen posterior del ojo a carena occipital, mayor al diámetro del ojo (Figura 29.9) **Masoninae**

- Distancia del margen posterior del ojo a carena occipital, menor al diámetro del ojo (Figura 29.10), o carena occipital ausente **17**

17(16) Ala anterior con vena r-m presente, no siempre tubular (Figuras 29.39, 29.44) algunas veces ausente distalmente (Figura 29.45) **18**

- Ala anterior con vena r-m ausente (Figura 29.41) **34**

18(17) Ala anterior con venas Rs+M y Rs ausentes, creando una sola celda (celdas 1R1, 1+2Rs y 1M) completamente

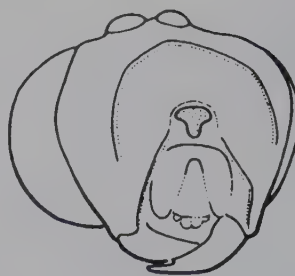


Figura 29.7



Figura 29.8

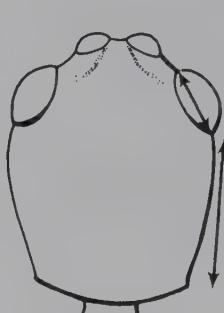


Figura 29.9



Figura 29.10



Figura 29.11

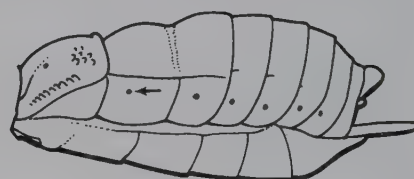


Figura 29.12



Figura 29.13

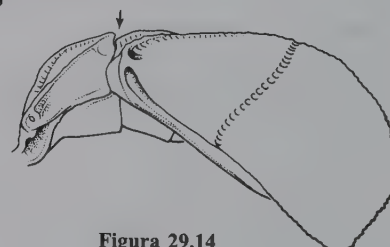


Figura 29.14

- cerrada (Figura 29.45) o abierta posteriormente (Figura 29.46) **Aphidiinae**
- Ala anterior con vena Rs presente (Figuras 29.44, 29.47), vena Rs+M presente (Figura 29.60) o ausente como en algunos Agathidinae (Figura 29.61) **19**
- 19(18)** Ala anterior con vena 2cu-a del ala anterior tubular (Figura 29.49) **20**
- Ala anterior con vena 2cu-a del ala anterior ausente o no tubular (Figura 29.50) **31**
- 20(19)** Vena Cub del ala posterior presente (Figura 29.69) **21**
- Vena Cub del ala posterior ausente (Figura 29.70) **22**
- 21(20)** TII y TIII lisos, nunca estriados **Meteorideinae**
- TII y TIII estriados (Figura 29.17) *Pselaphanus* **Sigalphinae**
- 22(20)** Metasoma unido al propodeo muy por encima de las inserciones metacoxales (Figura 29.34) **Cenocoeliinae**
- Metasoma unido al propodeo sobre las inserciones metacoxales (Figura 29.35) **23**
- 23(22)** Ala anterior con la celda 1+2Rs pentagonal (Figura 29.48) **Aphidiinae**
- Ala anterior la celda 1+2Rs triangular (Figuras 29.44) o cuadrangular (Figura 29.47) **24**
- 24(23)** Ala anterior con la celda 1+2Rs triangular (Figuras 29.43, 29.44) **25**
- Ala anterior con la celda 1+2Rs cuadrangular (Figura 29.47) **26**
- 25(24)** Depresión escudelar posterior presente (Figura 29.32); ala posterior con vena M menos de dos veces la longitud de la vena M+Cu (Figura 29.71) ... **Microtypinae**
- Depresión escudelar posterior ausente (Figura 29.33); ala posterior con vena M más de dos veces la longitud de la vena M+Cu (Figura 29.72) **Orgilinae**
- 26(24)** Carena occipital completamente ausente (Figura 29.5) **27**
- Carena occipital presente, al menos en parte (Figuras 29.7, 29.8) **28**
- 27(26)** Metatrocantelo con espinas (Figura 29.25); ala posterior con vena Rs siempre presente (Figura 29.82) **Macrocentrinae**
- Metatrocantelo sin espinas; ala posterior con vena Rs ausente (Figura 29.83) **Ichneutinae**

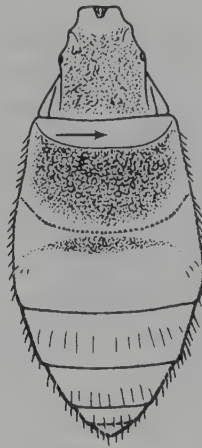


Figura 29.15

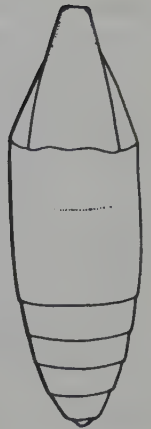


Figura 29.16

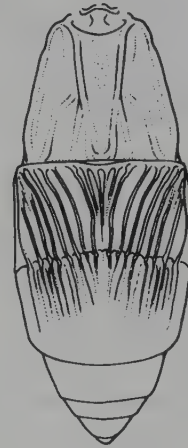


Figura 29.17



Figura 29.18

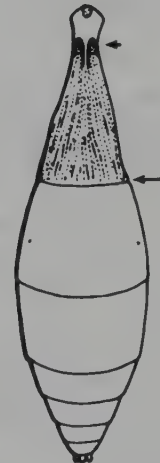


Figura 29.19



Figura 29.20

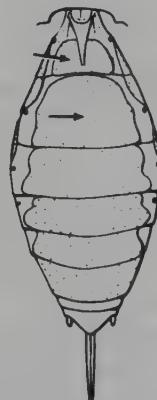


Figura 29.21

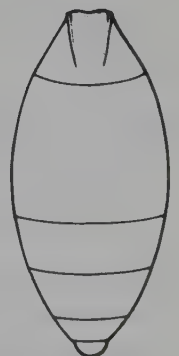


Figura 29.22

28(26) Margen posterior de TI al menos 2.5 veces más ancho que su punto más estrecho; TI con fosas laterales presentes (Figura 29.19) **Meteorinae**
 - Margen posterior de TI con un ancho menor a 2.5 veces su punto más estrecho; TI sin fosas laterales (Figura 29.18)..... **29**

29(28) Espuela más larga de metatibia igual o mayor a la mitad de la longitud del basitarso (Figura 29.27) **Homolobinae**
 - Espuela más larga de metatibia más corta que la mitad de la longitud del basitarso (Figura 29.26)..... **30**

30(29) Ala anterior con vena Rs+M presente (Figura 29.62) **Helconinae**
 - Ala anterior con vena Rs+M ausente o casi ausente **Ichneutinae**

31(19) Carena occipital completamente ausente (Figura 29.5) **Agathidinae**
 - Carena occipital presente al menos en parte (Figuras 29.6-29.8) **32**

32(31) Longitud de TI cuatro veces mayor a su ancho apical (Figura 29.18) **Euphorinae**
 - Longitud de TI menor a cuatro veces su ancho apical (Figuras 29.19, 29.20) **33**

33(32) TI estrecho basalmente, al menos 2.5 veces más ancho en el margen posterior (Figura 29.19) ... **Meteorinae**
 - TI no estrecho basalmente (Figura 29.20) ... **Helconinae**

34(17) Ala posterior con vena 1r-m ausente (Figura 29.73), si está presente no es tubular (Figura 29.74) **35**
 - Ala posterior con vena 1r-m presente y tubular (Figura 29.75) **36**

35(34) Ala anterior con vena Rs curva, dirigiéndose hacia el margen anterior; vena Rs+M presente (Figura 29.51) **Euphorinae**
 - Ala anterior con vena Rs recta; vena Rs+M ausente (Figura 29.52) **Aphidiinae**

36(34) Ala anterior con vena Rs ausente (Figura 29.43) ... **37**
 - Ala anterior con vena Rs presente (Figura 29.37) ... **38**

37(36) Ala anterior con vena Rs reducida a un pequeño brote (Figura 29.43) **Euphorinae**
 - Ala anterior con vena Rs originándose en el estigma sin alcanzar el margen alar (Figura 29.37) **Aphidiinae**

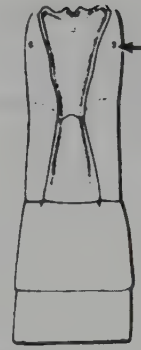


Figura 29.23

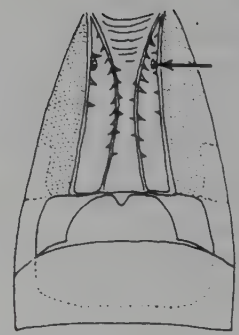


Figura 29.24



Figura 29.25



Figura 29.26



Figura 29.27



Figura 29.28



Figura 29.29

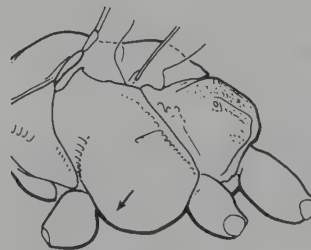


Figura 29.30

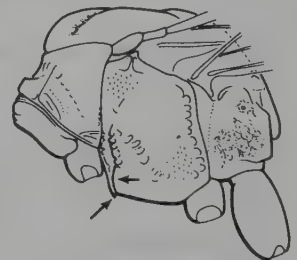


Figura 29.31

- 38(36)** Ala anterior con vena 2cu-a presente (Figura 29.49) **39**
 - Ala anterior con vena 2cu-a ausente (Figura 29.50) ... **40**
- 39(38)** Metatibia con espuela media mayor a un tercio de la longitud del basitarso, usualmente con espinas (Figura 29.27); carena occipital ausente dorsalmente (Figura 29.8)..... **Orgilinae**
 - Metatibia con espuela media menor o igual a un tercio de la longitud del basitarso, sin espinas (Figura 29.26); carena occipital completa (Figura 29.6) **Helconinae**
- 40(38)** Metasoma con TI y TII fusionados (Figura 29.13) **Brachistini Helconinae**
 - Metasoma con TI y TII articulados (Figura 29.14) **41**
- 41(40)** Carena occipital presente, al menos lateralmente (Figura 29.8) **42**
 - Carena occipital completamente ausente (Figura 29.5) **45**
- 42(41)** Ala anterior con venas Rs+M, m-cu y al menos $\frac{3}{4}$ de M+Cu, ausentes o no tubulares (Figura 29.53) **Euphorinae**
 - Ala anterior con venas Rs+M, m-cu y al menos $\frac{3}{4}$ de M+Cu presentes y tubulares (Figura 29.54) **43**
- 43(42)** Ala anterior con vena Rs presente (Figura 29.55) **Euphorinae**
 - Ala anterior con vena Rs ausente (Figura 29.54) **44**
- 44(43)** Disco escudelar marginado por carena lateral; metasoma con fosa anterodorsal «dorsope» presente; TI-TIII no forman caparazón **Blacinae**
 - Disco escudelar no marginado; metasoma sin fosa anterodorsal; TI-TIII algunas veces formando caparazón **Helconinae**
- 45(41)** Longitud de TI cuatro veces mayor a su ancho posterior (Figura 29.18) **Euphorinae**
 - Longitud de TI menor de cuatro veces su ancho posterior (Figura 29.16) **Agathidinae**
- 46(6)** Antena con 12 flagelómeros; ala anterior con vena Rs+M no tubular en su parte basal (Figura 29.56) **Miracinae**
 - Antena con 16 o más flagelómeros; ala anterior con vena Rs+M tubular (Figura 29.57) **47**
- 47(46)** Antena con 16 flagelómeros **Microgastrinae**
 - Antena con más de 16 flagelómeros **48**
- 48(47)** Ala anterior con vena Rs fuertemente curva (Figura

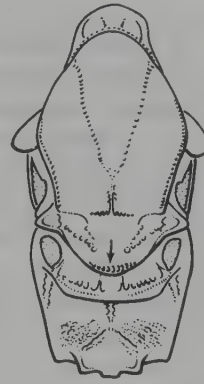


Figura 29.32

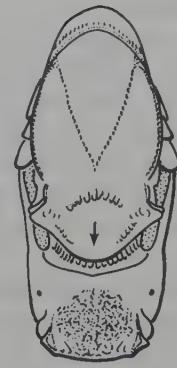


Figura 29.33



Figura 29.34



Figura 29.35

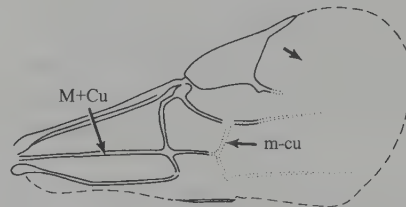


Figura 29.36



Figura 29.37

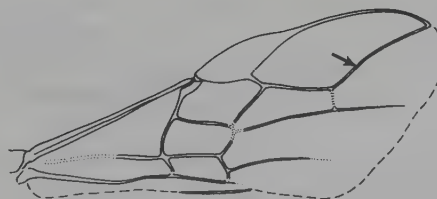


Figura 29.38

29.58); espiráculo del primer segmento metasomal en terguito lateral (Figura 29.23) **Cardiochilinae**
 - Ala anterior con vena 3Rs recta o muy débilmente curva (Figura 29.59); espiráculo del primer segmento metasomal en terguito medial (Figura 29.24) **Mendesellinae**

49(3) Carena epicnemial ausente (Figura 29.30) **50**
 - Carena epicnemial presente (Figura 29.31) **56**

50(49) Carena occipital presente (Figura 29.6) **51**
 - Carena occipital ausente (Figura 29.5) **53**

51(50) Ala anterior con la celda 1+2Rs pentagonal (Figura 29.38) **52**
 - Ala anterior con la celda 1+2Rs cuadrangular (Figura 29.63) **55**

52(51) TII-TIII no esclerotizados medialmente (Figura 29.21); notaulo bien marcado **Hormiinae**
 - TII-TIII completamente esclerotizados (Figura 29.22); notaulo poco desarrollado **Opiinae**

53(50) TII con área transversal elevada, diferenciada por un surco (Figura 29.15) **Gnamptodontinae**
 - TII sin área transversal (Figura 29.16) **54**

54(53) Ala posterior con vena M+Cu menor a la mitad de la longitud de la vena M (Figura 29.76) **Braconinae**
 - Ala posterior con vena M+Cu mayor a la mitad de la longitud de la vena M (Figura 29.71) **55**

55(51, 54) TI-TIII no esclerotizados (Figura 29.21) **Hormiinae**
 - TI-TIII completamente esclerotizados (Figura 29.22) **Opiinae**

56(49) Ala anterior con vena 2m-cu presente (Figura 29.64) (conocida únicamente de Chile) **Apozyginae**
 - Ala anterior con vena 2m-cu ausente **57**

57(56) Tergos metasomales TI-TIII fusionados formando un caparazón, con fuerte esculturación **58**
 - Tergos metasomales TI-TIII no fusionados, al menos 4 tergites visibles dorsalmente **59**

58(57) Ala anterior con vena r-m ausente (Figura 29.65) **Rogadinae**
 - Ala anterior con vena r-m presente (Figura 29.40) **Hormiinae**

59(57) Protibia con espinas en la superficie anterior (Figura 29.28); algunos machos con estigma en ala posterior **Doryctinae**

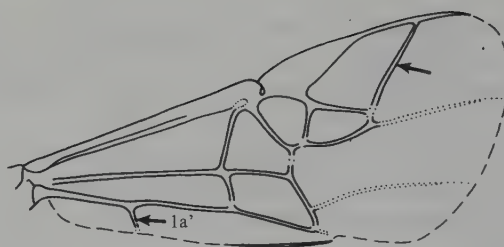


Figura 29.39

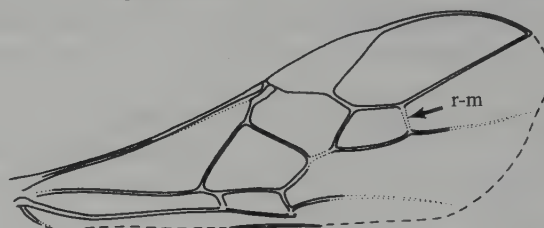


Figura 29.40

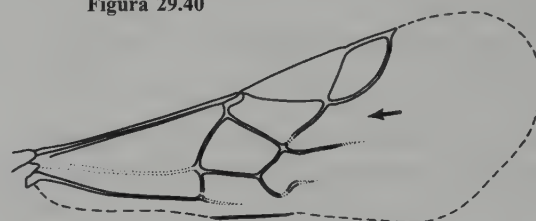


Figura 29.41



Figura 29.42

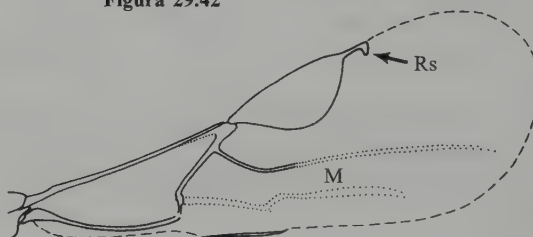


Figura 29.43



Figura 29.44

- Protibia sin espinas (Figura 29.29); ala posterior nunca con estigma 60

60(59) TII con carena longitudinal media o con estrías o arrugas longitudinales; ala anterior con vena Rs+M presente (Figura 29.66) **Rogadinae**

- Ninguna de las anteriores 61

61(60) Ala anterior con vena r-m presente (Figura 29.60) o Rs no alcanza el margen alar como vena tubular (Figura 29.59) **Hormiinae**

- Ala anterior con vena r-m ausente (Figura 29.65) o Rs alcanzando el margen alar como vena tubular (Figura 29.62) **Rogadinae**

62(1) Exodonte, las mandíbulas no se tocan cuando se

cierran; mandíbula con más de tres dientes (Figura 29.2)

..... **Alysiinae**

- Endodonte, las mandíbulas se traslapan cuando se cierran; mandíbula con dos dientes (Figura 29.4) 63

63(62) Distancia margen posterior del ojo a carena occipital, mayor al diámetro del ojo (Figura 29.9); labro completamente oculto por el clipeo, si está expuesto es plano o convexo (Figura 29.4) **Masoninae**

- Distancia margen posterior del ojo a carena occipital, menor al diámetro del ojo (Figura 29.10); labro expuesto y cóncavo, clipeo con margen apical cóncavo (Figura 29.3) 64

64(63) Protibia con espinas (Figura 29.28) ... **Doryctinae**

- Protibia sin espinas (Figura 29.29) **Hormiinae**

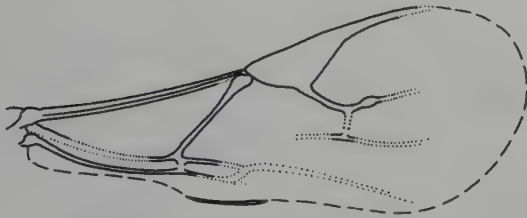


Figura 29.45

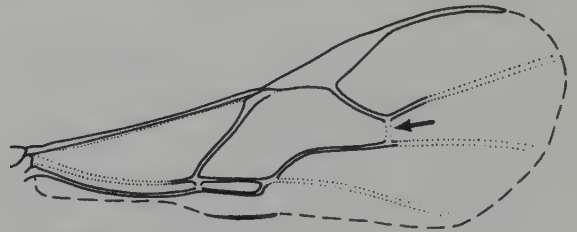


Figura 29.46

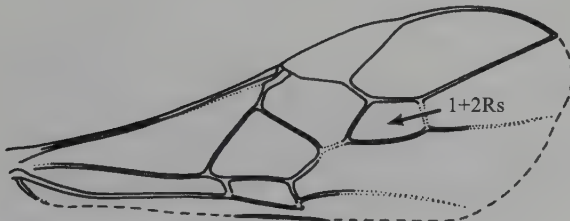


Figura 29.47

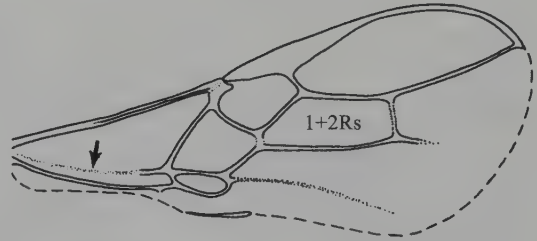


Figura 29.48

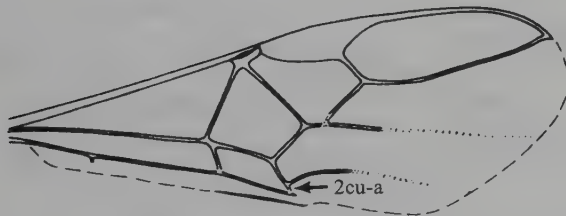


Figura 29.49

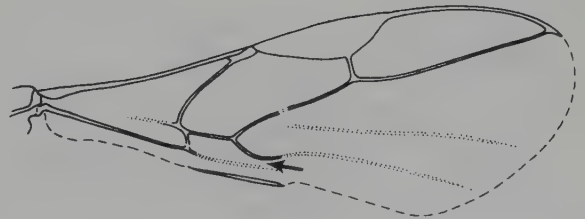


Figura 29.50



Figura 29.51

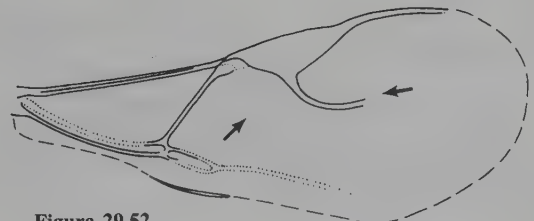


Figura 29.52

Figura 29.53

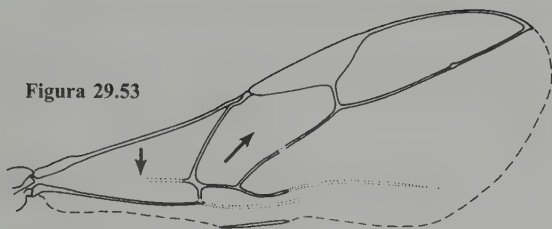


Figura 29.54

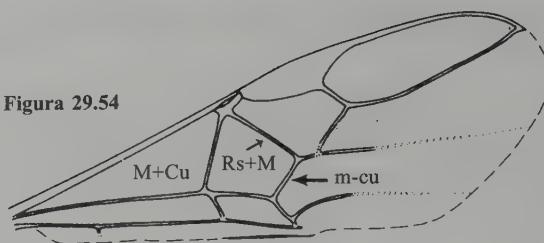


Figura 29.55

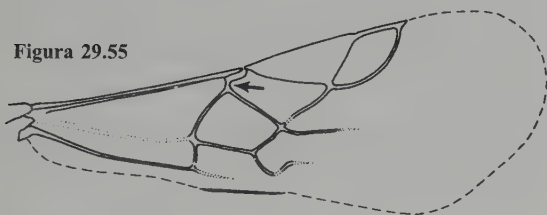


Figura 29.56

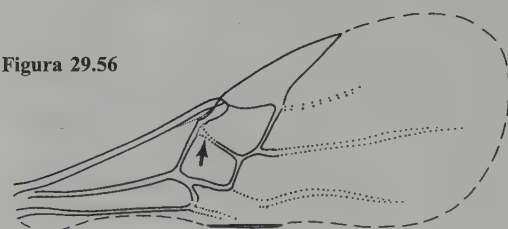


Figura 29.57

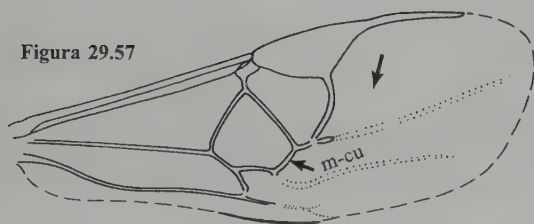


Figura 29.58

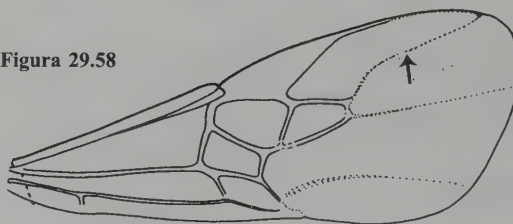


Figura 29.59

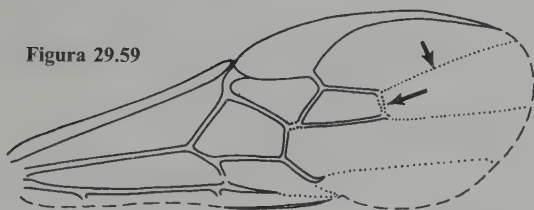


Figura 29.60

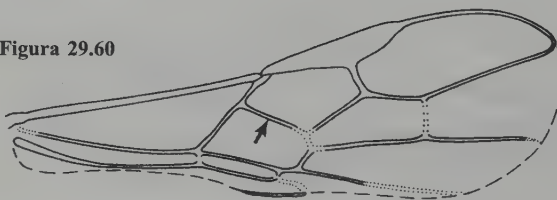


Figura 29.61

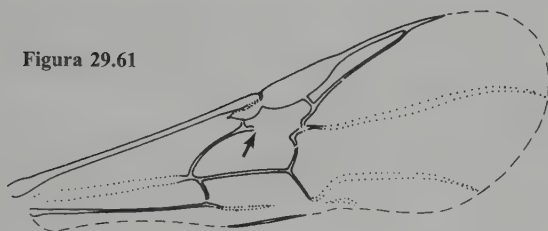


Figura 29.62

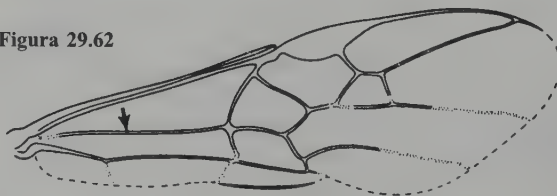


Figura 29.63

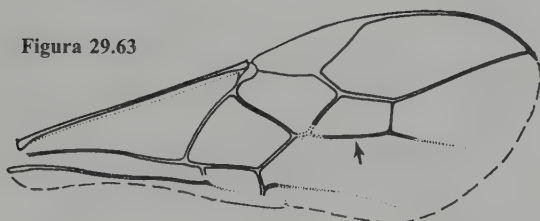


Figura 29.64

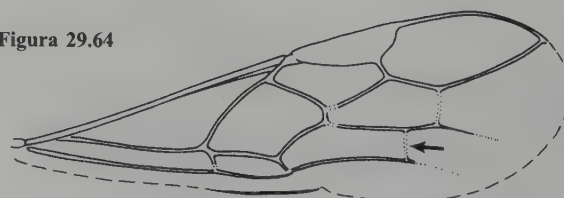


Figura 29.65

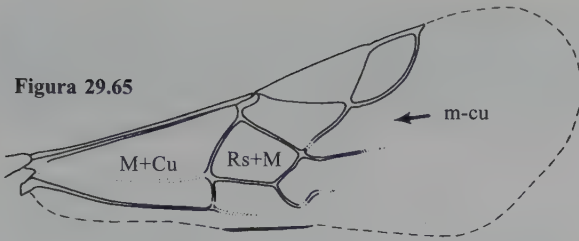


Figura 29.66

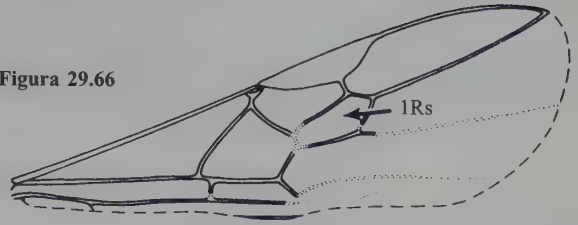


Figura 29.67

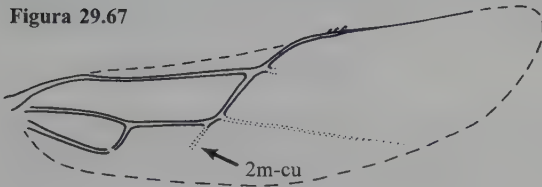


Figura 29.68

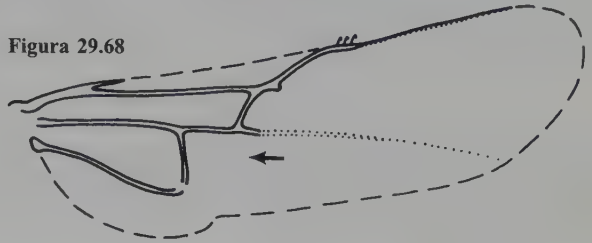


Figura 29.69

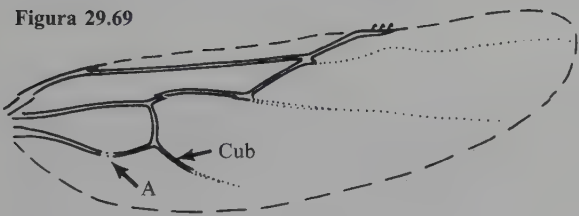


Figura 29.70

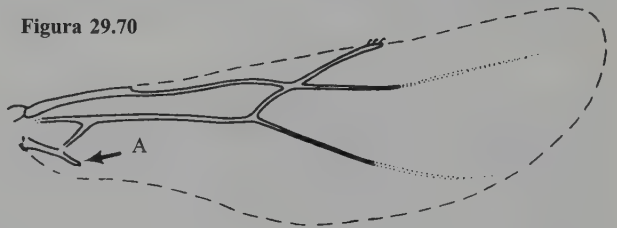


Figura 29.71

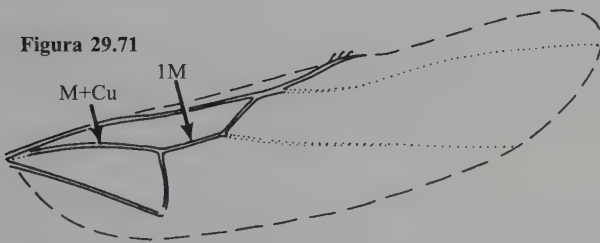


Figura 29.72

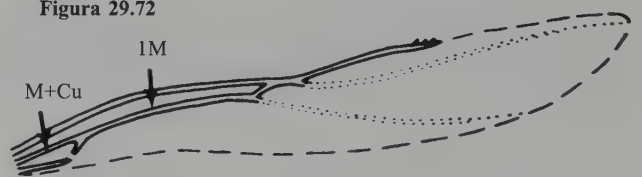


Figura 29.73

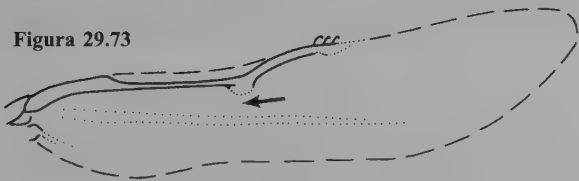


Figura 29.74

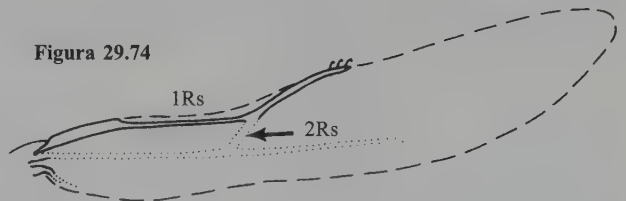


Figura 29.75

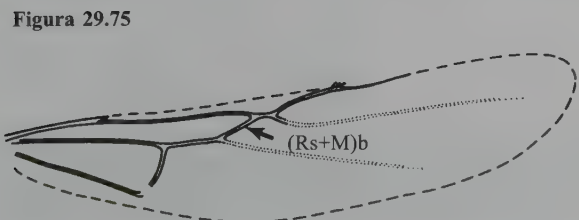


Figura 29.76

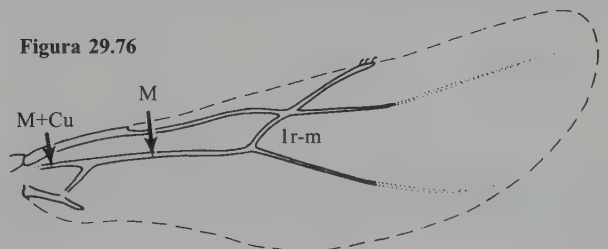


Tabla 29. 1 Aspectos biológicos más sobresalientes de las subfamilias de Braconidae.

Subfamilia	Hospedero (orden)	Estado parasitado	Estadio (1)	Situ. (2)	E (3)	Tipo (4)	Referencias
Adeliinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Whitfield y Wagner 1991
Agathidinae	Lepidoptera (raravez)	Larva	Larva	Endo	K	S/G	Odebiyi y Oatman 1972, 1977; Nickels <i>et al.</i> 1950; Simonds 1947; Sharkey 1997b; Janzen <i>et al.</i> 1998; Briceño y Sharkey 2000
Alysiinae	Diptera	Huevo o Larva	(Último estadio larval -puparium)	Endo	K	S/G	Griffiths 1964, 1968 a y b; Wharton 1980, 1984b; Vet y Van Alphen 1985
Aphidiinae	Aphididae (Stenorrhyncha)	Ninfas y Adultos	Ninfas y Adultos	Endo	K	S	Starý 1970; Clausen 1978; Shaw y Huddleston 1991
Apozyginae	?	?	?	?	?	?	
Betylobraconinae	?	?	?	?	?	?	
Blacinae (<i>Blacus</i>)	Coleoptera	?	?	?	?	?	Shaw y Huddleston 1991
Braconinae	Coleoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera	Larva	Larva	Ecto	I	S/G	Shaw y Huddleston 1991; Quicke 1997b
Cardiochilinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Dangerfield <i>et al.</i> 1996; Whitfield y Wagner 1991; Whitfield y Dangerfield 1997
Cenocoeliinae	Coleoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Saffer 1977, 1982; Shaw y Huddleston 1991
Cheloninae	Lepidoptera	Huevo	Larva	Endo	K	S	Clausen 1954; Vance 1932; Walker y Huddleston 1987
Doryctinae	Coleptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Embioptera, Fitofagia	Larva	Larva	Ecto	I	S/G	Macedo y Monteiro 1989; Shaw y Edgerly 1985; Watanabe 1968; Shaw y Huddleston 1991
Euphorinae	Coleoptera, Hymenoptera Heteroptera, Psocoptera, Neuroptera,	Adultos, Ninfas	Adultos, Ninfas	Endo	K	S/G	S. R. Shaw 1985, 1988; Shaw y Huddleston 1991
Gnamptodontinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Shaw y Huddleston 1991
Helconinae	Coleoptera	Huevo o Larva	Larva	Endo	K	S	Tobias 1967b; Clausen 1954; Haeselbarth 1962; Parnell 1964; Čapek 1971; Alauzet 1987; Shaw y Huddleston 1991
Homolobinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	van Achterberg 1979; Shaw y Huddleston 1991

Subfamilia	Hospedero (orden)	Estado parasitado	Estadio (1)	Situ. (2)	E. (3)	Tipo (4)	Referencias
Hormiinae	Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera Diptera Fitofagia	Larva	Larva	Ecto	I/K	S/G	Infante <i>et al.</i> 1995; Askew y Shaw 1986; M. R. Shaw 1983; Whitfield 1992; Rubens <i>et al.</i> 2001.
Ichneutinae	Lepidoptera, Hymenoptera	Huevo o Larva	Larva	Endo	K	S	Shaw y Huddleston 1991 Sharkey y Wharton 1994
Macrocentrinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S/G	Daniel 1932; Clausen 1940; Finney <i>et al.</i> 1947; Shaw y Huddleston 1991
Masoninae	?	?	?	?	?	?	
Mendesellinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	?	Whitfield y Mason 1994
Meteorideinae	Lepidoptera	Larva	Pupa	Endo	K	?	Belokobylskij 1993a, b
Meteorinae	Coleoptera, Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S/G	Simmonds 1947; West. y Miller 1989; Maetô 1990; Shaw y Huddleston 1991
Microgastrinae	Lepidoptera	Huevo o Larva	Larva	Endo	K	S/G	Mason 1981; Beckage 1985; Shaw y Huddleston 1991; Whitfield y Wagner 1991; Whitfield 1997e; Whitfield <i>et al.</i> , 2002; Beckage <i>et al.</i> 2003; Le <i>et al.</i> 2003
Microtypinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Čapek y van Achterberg 1992
Miracinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Whitfield y Wagner 1991
Opiinae	Diptera	Huevo o Larva	<i>Pupa- rium</i>	Endo	K	S	Pemberton y Willard 1918 a y b; Prokopy y Webster 1978; Fisher 1971, 1972, 1977, 1987; Shaw y Huddleston 1991; Wharton 1997e
Orgilinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Oatman <i>et al.</i> , 1969; Shaw y Huddleston 1991
Rogadinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S/G	Muesebeck 1960; M. Shaw 1983; S. Shaw 1997d
Sigalphinae	Lepidoptera	Larva	Larva	Endo	K	S	Cushman 1913; Sharkey y Janzen 1995; Shaw y Huddleston 1991

(1): Estadío del hospedero en el que emerge el adulto; (2): Situación de desarrollo; (3): Estrategia; (4): Tipo de desarrollo. Endo = Endoparasitoide; Ecto = Ectoparasitoide; K = Koinobionte; I = Idiobionte; S = Solitario; G = Gregario.

Adeliinae Viereck, 1918

Adaptado de Whitfield (1997b)

Diagnosis

Venación alar reducida; tergos metasomales TI y TII fusionados (Figura 29.77).

Taxonomía

Esta subfamilia está conformada por los géneros *Adelius* Mason, 1985 y *Paradelius* de Saeger, 1942 (Marsh *et al.* 1987; Whitfield 1989). *Paradelius* es el único género registrado en el Neotrópico.

Biología

Los Adeliinae son endoparasitoides de larvas de lepidópteros minadores de hojas, en particular de la familia Nepticulidae

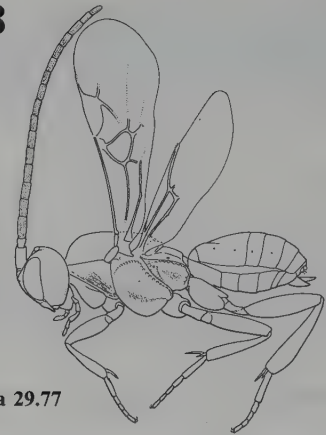


Figura 29.77

(Whitfield 1989; Whitfield y Wagner 1991)

Importancia económica

Algunas especies podrían ser útiles controladores de plagas en contra de lepidópteros minadores de hojas en cafetos o frutales, pero aún no existen especies utilizadas.

Agathidinae Nees, 1814

Adaptado de Sharkey (1997b)

Diagnosis

Labro plano o convexo; carena occipital ausente; carena epicnemial usualmente presente; ala anterior con vena M+Cu no tubular en su tercio basal o más; celda 1+2Rs comúnmente presente; vena Rs usualmente completa hasta el margen alar, terminando lejos del ápice del ala, excepto en *Meso-coelus* Schulz y *Plesiocoelus* van Achterberg en la que es ausente o reducida (Figura 29.78).

Filogenia

La monofilia de los Agathidinae es soportada por tres sinapomorfías: presencia de glándulas tergaes especializadas en los machos, ubicadas en los segmentos metasomales TVI y TVII (Buckingham y Sharkey 1988; Sharkey 1992), presencia de un pliegue en el ala anterior entre el prestigma y la vena media del ala anterior, en la gran mayoría indicado por una «bulla» o vena espectral incompleta (Sharkey 1986); vena Rs del ala anterior terminando proximal, cerca del estigma, de forma que la celda 2R1 es muy estrecha (Sharkey 1993).

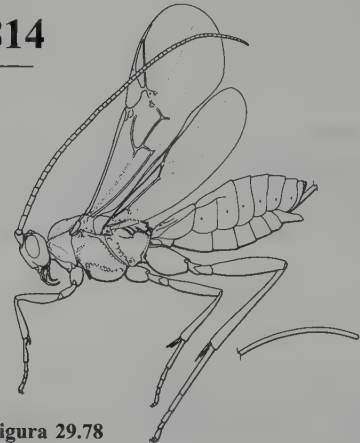


Figura 29.78

Taxonomía

Los Agathidinae del Neotrópico cuentan con algunas especies incluidas en el catálogo de Shenefelt (1970b) y trabajos recientes de revisión y descripción de géneros, entre ellos: Berta de Fernández (1998, 2000) en *Cremnops* Förster y *Earinus* Wesmael respectivamente; Sharkey (1983, 1985, 1986, 1988 y 1990) en los géneros *Marjoriella* Sharkey, *Pharpa* Sharkey, *Alabagrus* Enderlein y *Zacremnops* Sharkey y Wharton; Briceño (2003) y Sharkey y Briceño (2005) en *Sesioctonus* Viereck y Leathers y Sharkey (2003) en *Alabagrus* Enderlein.

Biología

Todos los Agathidinae son endoparasitoides koinobiontes de larvas ocultas de lepidópteros a excepción de las especies de la tribu Disophrini que atacan larvas expuestas. La gran mayoría de especies son solitarias, sin embargo, recientemente Sarmiento *et al.* (2004) describen una especie gregaria de *Coccygidium*. Los miembros de las tribus Agathidini, Earinini y Microdini atacan el primer o segundo instar larval de sus hospederos (Janzen *et al.* 1998; Briceño y Sharkey 2000); las especies de la tribu Disophrini atacan instares posteriores y los miembros de Cremnoptini parasitan cualquier etapa larval (Sharkey 1992). En todos los casos, el adulto parasitoide emerge después del último instar larval del hospedero (Nickels *et al.* 1950; Dondale 1954; Odebiyi y Oatman 1972, 1977; Janzen *et al.* 1998; Briceño y Sharkey 2000).

Importancia económica

Algunas especies ofrecen resultados como controladores de plagas, entre ellas podemos citar: *Alabagrus texanus* (Cresson) (como *Bassus texanus*) Needham (1955), parasitoide de *Sylepta silicalis* (Guenée) (Lepidoptera, Pyralidae); *Agathis gibbosa* (Dice) y *Bassus unicoloratus* (Shenefelt) (como *Agathis unicolor*), parasitoides del gusano de la papa *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae) Odebiyi y Oatman (1972 y 1977); *Alabagrus stigma* Brullé como *Agathis stigma* (Cresson), parasitoide del barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (F.) (Lepidoptera: Pyralidae) Hummelen (1974) y *Bassus macadamiae* Briceño y Sharkey (2000) parasitando *Ecdytolopha torticornis* y *E. Aurantianum* plaga en cultivos de almendra.

Alysiinae Leach, 1815

Adaptado de Wharton (1997a)

Diagnosis

Mandíbulas exodontas que no se traslapan cuando se cierran; ausencia de carenas epicnemial y occipital (Figura 29.79).

Filogenia

Los Alysiinae son considerados un grupo monofilético con base en la condición exodonte de mandíbulas y la pérdida de carena occipital. La estrecha relación entre Alysiinae y Opiinae, subfamilias exclusivamente endoparasitoides de Diptera ciclorrhapha, ha sido bien documentada, por Fischer en Griffiths (1964); Čapek (1970); van Achterberg (1983a); Buckingham y Sharkey (1988); Quicke y van Achterberg (1990), Wharton *et al.* (1992); Gimeno *et al.* (1997) y Quicke *et al.* (1997).

Taxonomía

Actualmente se reconocen las tribus Alysiini y Dacnusiini (Shenefelt 1974). Wharton (1994) revisa los géneros de Dacnusiini. Papp (1969); Shenefelt (1974); Fischer (1974a, 1975a y b); Wharton (1977b, 1980, 1986 y 1988b) revisa algunos géneros de Alysiini; Marchiori *et al.* (2003) hacen un inventario de parasitoides de moscas en heces humanas; Trostle *et al.* (1999) describen nuevas especies de *Phaenocarpa*; Braet y van Achterberg (2003) y Arouca *et al.* (2004)

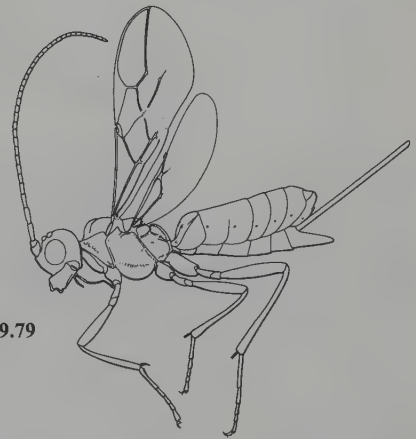


Figura 29.79

describen nuevas especies de *Phenocarpa*; Griffiths (1964; 1966a, b; 1967; 1968a, b) reclasifica los dacnusiini parasitoides de Agromyzidae usando datos biológicos para evaluar sinapomorfias y establecer tribus y géneros, pero actualmente muchos géneros de Alysiini se basan en conceptos tradicionales (Wharton 1984b). Existen intentos por redefinir grupos complejos como: *Dinotrema-Aspilota* (Fischer 1974a, b, 1975a, b; van Achterberg y Bin 1981; Wharton 1985), *Dapsilarthra* Förster (Wharton 1980; van Achterberg 1983).

Biología

Todos los Alysiinae son endoparasitoides koinobiontes de dípteros ciclorrhafos y ovipositan en larvas o huevos, emergiendo del puparium (Griffiths 1964; Wharton 1984b). Hasta donde se conoce, el primer y segundo instar larval del parasitoide coinciden con la formación del puparium del hospedero. La mayoría de especies son solitarias, pero algunas de las especies de *Aphaereta* Förster son gregarias (Wharton 1997a).

Los Alysiini parasitan dípteros, que ocupan con frecuencia hábitat húmedos y en descomposición; especies de los géneros *Aspilota* y *Dinotrema* parasitan Phoridae; especies de *Asobara* atacan Drosophilidae y Tephritidae (Hernández-Ortiz *et al.* 1994; Ovruski *et al.* 2000; Wharton *et al.* 2000). Información adicional sobre hospederos puede encontrarse en van Alphen *et al.* 1982; van Achterberg *et al.* 1984; Wharton 1984b; van Achterberg 1988a; Vet y van Alphen 1985; Reznik *et al.* 1992.

Hasta donde se sabe, los Dacnusiini parasitan exclusivamente Agromyzidae, Ephydriidae y Chloropidae, todos minadores de hojas y tallos; sin embargo, no existe información sobre los hospederos en el Neotrópico, en donde los Dacnusiini son muy raros.

Importancia económica

Los Alysiini de los géneros *Gnathopleura* Wharton, *Aphaereta* Förster y *Alysia* Latreille han sido criados y liberados para controlar califóridos y múscidos de importancia veterinaria (Legner 1978, 1995; Wharton 1984b, 1989), por otra parte, algunos Dacnusiini han tenido éxito en el control de Agromyzidae minadores de hojas (Hendrikse *et al.* 1980; Drea y Hendrickson 1986; Guppy *et al.* 1988); los géneros *Asobara* y *Microcrasis* controlan especies de Tephritidae (Ovruski *et al.* 2000; Hernández-Ortiz *et al.* 1994; Wharton *et al.* 2000)

Aphidiinae Haliday, 1833

Adaptado de van Achterberg (1997a)

Diagnosis

Los Aphidiinae son avispas de pequeño tamaño, con especies entre 1,5 y 3,5 mm de longitud; antenas cortas (18 o menos segmentos) y hábito frágil, debido a que sus tergos metasomales están débilmente esclerotizados. A diferencia de otros braconídeos la unión entre el segundo y tercer segmento metasomal es flexible, permitiendo que el metasoma se doble en este punto. Durante la oviposición, el metasoma oscila verticalmente y con frecuencia oculta el resto del cuerpo (proyectando típicamente el ovipositor hacia adelante). Muchas de las especies tienen en el ala anterior una gran celda que corresponde a la celda 1+2Rs, basalmente abierta, unida a las celdas 1M, 2Cu y 1R1. Otras características que permiten reconocer a los Aphidiinae son: presencia de carena occipital y ausencia de la vena Cu&cu-a del ala posterior. Las hembras tienen un ovipositor corto y la envoltura del ovipositor puede ser ensanchada o el hipopigio puede tener prolongaciones similares a tenazas. Las tribus Aphidiini y Trioxini se caracterizan por tener venación alar reducida y hembras con prolongaciones en forma de pinzas en el hipopigio. Las tribus Ephedrini y Praini tienen venación alar completa (Figura 29.80).

Filogenia

Las relaciones entre los géneros y la evolución del grupo no se conocen con claridad. Se han propuesto filogenias basadas en morfología de larvas y adultos (Mackauer 1961, 1968; Chou 1984; O'Donnell 1989; Finlayson 1990); embriología (Tremblay y Calvert 1971) y secuencias moleculares de ADN de diferentes genes como citocromo b, factor nu-



Figura 29.80

clear de elongación 1-alfa y unidad ribosomal 28S (Belshaw y Quicke 1997); deshidrogenasa NADH1 (Smith *et al.* 1999), unidad ribosomal 16S (Kambhampati *et al.* 2000) y unidad ribosomal 18S (Sanchis *et al.* 2000). Los estudios filo-genéticos en este grupo reflejan la dificultad de consenso entre las diferentes propuestas, debido a los métodos empleados o a los taxones incluidos; sin embargo Kambhampati *et al.* (2000) —una de las últimas propuestas basadas en morfología y embriología— considera cada tribu como un linaje monofilético y ofrece esta filogenia de la subfamilia: (Praini (Ephedrini Aphidiini)).

Taxonomía

Los Aphidiinae del Neotrópico han sido revisados por Starý (1981, 1983 y 1995) y Starý y Remaudière (1982 y 1983). Información taxonómica adicional para las especies de América puede encontrarse en Mackauer y Starý (1967); Mackauer (1968); Marsh (1979b). La subfamilia Aphidiinae es especialmente diversa en las zonas templadas y menos diversa en el Neotrópico, en donde solo se encuentran 68 especies descritas.

Biología

Los Aphidiinae son endoparasitoides koinobiontes solitarios de ninfas y adultos de áfidos y su biología es reunida en Starý (1970) y Shaw y Huddleston (1991).

Aphidiinae, debido a su importancia económica como control efectivo de áfidos, ha recibido mucha atención y existe gran cantidad de información publicada sobre diferentes aspectos como:

- Ciclo de vida (Monguí *et al.* 1986; Chow y Sullivan 1984).
- Comportamiento de forrajeo (Read *et al.* 1970; Liu *et al.* 1984; Hofsvang y Hagvar 1986; Powell y Wright 1988; Sheehan y Shelton 1989; Völkl y Mackauer 1990; Powell 1991; Bueno *et al.* 1993; Penacchio *et al.* 1994).

- Historia de vida (Calvert 1973; Chow y Sullivan 1984; Tripathi y Singh 1990; Reed *et al.* 1992).
- Estados inmaduros (O'Donnell 1989; Finlayson 1990).
- Efectos de inducción en el hospedero y otros factores que afectan el parasitismo (Singh y Srivastava 1989; Kam-bhampati y Mackauer 1989).

Importancia económica

Los Aphidiinae han sido usados exitosamente en control y manejo integrado de áfidos plaga (Clausen 1978) y ésta condición influye en sus patrones de distribución. Su principal éxito ha sido en el control de áfidos en cultivos de flores y hortalizas.

Apozyginae Mason, 1978

Adaptado de Sharkey (1997c)

Diagnosis

La principal característica de los Apozyginae es la presencia de la vena transversal 2m-cu del ala anterior (Figura 29.81).

Taxonomía

La subfamilia Apozyginae esta conformada por una sola especie, *Apozyx penyai* Mason. Mason (1978, 1987)

describe la hembra. Sharkey y Wahl (1992) discuten su posición filogenética dentro de Braconidae.

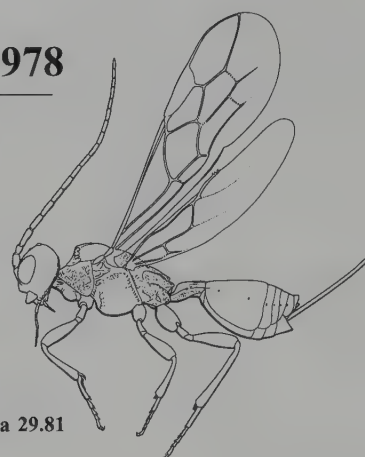


Figura 29.81

Betylobraconinae Tobias, 1979

Adaptado de van Achterberg (1997b)

Diagnosis

Los Betylobraconinae son braconidos con especies de 2 a 4 mm de longitud, ovipositor corto, abertura ciclostomal pequeña, carena occipital presente y vena 1 cu-a del ala anterior distal a la separación de la vena M+Cu (Figura 29.82).

Taxonomía

Se conocen 2 géneros en el Neotrópico, *Conobregma* y *Jannya*. Achterberg (1995a) presenta descripciones y claves para las especies conocidas.

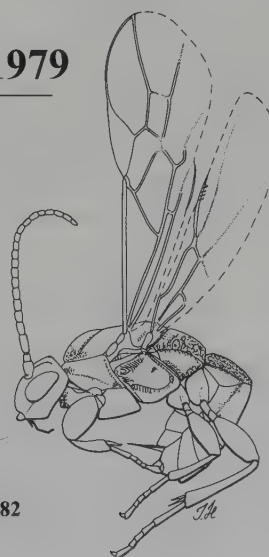


Figura 29.82

Blacinae Förster, 1862

Adaptado de Sharkey (1997d)

Diagnosis

Carena occipital siempre presente; vena r-m del ala anterior usualmente ausente; disco escutelar usualmente bordeado por carena (Figura 29.83).

Taxonomía

Se conocen 8 géneros y alrededor de 33 especies en el Neotrópico. Entre las últimas publicaciones se destacan: Penteado-Dias y Yamada (2003), con el registro y redescipción de *Blacozona psychora* para Brasil, y Sánchez-García *et al.* (2003) con la descripción de una nueva especie del género *Blacus* para México.

Filogenia

Esta subfamilia fue reconocida originalmente para ubicar algunos géneros que han sido transferidos a Helconinae

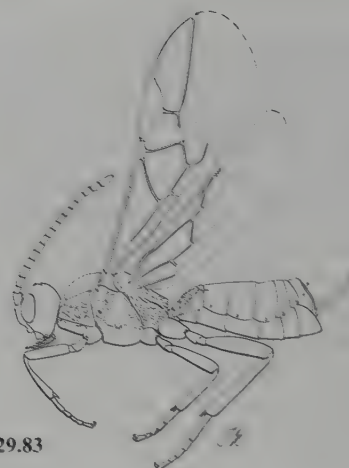


Figura 29.83

(Mason 1974) o a Euphorinae (S. Shaw 1985). Van Achterberg (1975 y 1988b) describe nuevas especies y discute las relaciones filogenéticas entre géneros, tribus y subgéneros. Existen caracteres que diagnostican la subfamilia Blacinae como tendencia a la pérdida de las venas 2cu-a y r-m del ala anterior (van Achterberg 1988b); sin embargo la monofilia no es soportada aún por ninguna autoapomorfia.

Braconinae Nees, 1812

Adaptado de Quicke (1997b)

Diagnosis

Depresión redondeada sobre la mandíbula formada por clípeo y labro, por lo que son considerados «ciclóstomos», carenas occipital y epicnemial ausentes; vena M+Cu del ala posterior menor 0.5 veces que la longitud de la vena M; vena m-cu del ala posterior siempre ausente (Figura 29.84).

Taxonomía

La subfamilia Braconinae es cosmopolita con más de 150 géneros y cerca de 3.000 especies descritas en todo el mundo (Quicke 1988a, 1989a; Shaw y Huddleston 1991). En el Neotrópico se conocen 25 géneros, algunos descritos recientemente (van Achterberg 1989; Quicke 1988b, 1989b, 1994, 1995; Quicke y Delobel 1995; Quicke y Sharkey 1989). Quicke y Genise (1994) reclasifican las especies de Sudamérica; Villemant y Simbolotti (2000) y Berta de Fernán-



Figura 29.84

dez y Colomo (2000) describen nuevas especies para la Región Neotropical.

Filogenia

Belshaw *et al.* (2001) discuten las relaciones internas de la subfamilia a partir de datos moleculares; en este trabajo se evidencia la dificultad que existe actualmente para lograr una clasificación interna de la subfamilia debido a la falta de información así como a la parafilia del género *Bracon* con más de 1.000 especies en el mundo.

Biología

Generalmente, los Braconinae son ectoparasitoides idiobiontes, de larvas ocultas de Lepidoptera y Coleoptera; algunas especies, principalmente del género *Bracon*, parasitan larvas de dípteros o de sínfitos. Los Braconinae normalmente son sinovigénicos y paralizan previamente al hospedero inyectando veneno. Otra característica sobresaliente es la alimentación del adulto a partir del hospedero, comportamiento bastante común entre las especies más pequeñas que algunas veces involucra la construcción de tubos (Shaw y Huddleston 1991). Los Braconinae presentan parasitismo solitario y gregario; además, se conoce que algunas especies estrechamente relacionadas tienen diferentes estrategias (Wharton *et al.* 1989). Recientemente, Santos *et al.* 2004 describen el comportamiento de *Compsobracon mirabilis*.

Importancia económica

Se han utilizado varias especies en programas de control biológico, entre ellas: *Bracon mellitor*, uno de los parasitoides naturales más importantes del gorgojo; *Habrobracon*

brevicornis (Wesmael), liberado en contra de *Heliothis virescens* (F.); *Helicoverpa zea* (Boddie); *Ostrinia nubilalis* (Hubner); *Pectinophora flossosypiella* Saunders y *Pigeria piger* (Wesmael) y *Bracon lucileae* Marsh parasitoide de *Tuta absoluta* (Berta y Colomo 2000).

Los miembros de varios géneros en el Neotrópico son endémicos y parasitan especies de *Diatraea* (Pyralidae) en Centro y Sudamérica (Astudillo *et al.* 1993; León y Erazo 1993).

Aunque algunos géneros son algo generalistas en su rango de hospederos, la mayoría de las especies son oligófagas. Especies de *Myosoma* Brullé, por ejemplo, son parasitoides de lepidópteros barrenadores de tallos (Pyralidae y Sesiidae) y especies de *Coeloides* Wesmael parasitan larvas de escarabajos barrenadores de troncos. Los géneros con mayor abundancia y diversidad y los que tienen mayor representación en colecciones son *Bracon* Fabricius y *Digonogastra* Viereck presentes en todos los rangos altitudinales. Otros géneros como *Hemibracon* Szépligeti, *Cyanopterus* Haliday y *Cyclaulax* Cameron, se encuentran con mayor frecuencia en selva húmeda.

Indudablemente, la dificultad de identificar las especies de Braconinae del Neotrópico ha impedido conocer su biología y su posible uso en control biológico de manera que puedan ser incluidos en planes de manejo integrado de plagas.

Cardiochilinae Ashmead, 1900

Adaptado de Whitfield y Dangerfield (1997)

Diagnosis

Los Cardiochilinae son fácilmente reconocidos por la curvatura de la vena 3Rs del ala anterior y la estructura del peciolo, cuyos terguitos laterales están parcialmente esclerotizados y separados del terguito medio y, además, por el espiráculo en el terguito lateral (Figura 29.85).

Taxonomía

Las especies del Neotrópico han sido usualmente ubicadas en el género *Cardiochiles* Nees, y otras veces se han tratado como tribu de Microgastrinae (Shenefelt 1973a; Marsh 1979a). Recientemente (Dangerfield *et al.* 1999) han revisado la clasificación genérica y actualmente se reconocen 20 géneros, seis de los cuales se encuentran en el Neotrópico. Mercado y Wharton (2000) designan un neotipo para *Toxoneuron* Say. Existen revisiones de las especies mexicanas

(Mao 1945; Whitfield y Dangerfield 1997; Mercado y Wharton 2003).

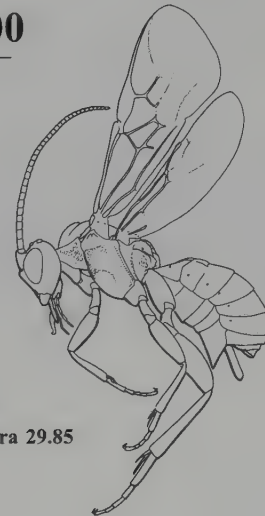


Figura 29.85

Biología

Todas las especies conocidas son endoparasitoides solitarios de larvas de Lepidoptera que atacan los primeros instares

larvales y emergen del último instar o prepupa. La mayoría de hospederos conocidos son lepidópteros de las familias Pyralidae y Noctuidae, pero se han registrado otros grupos como: Apatelodidae (Dangerfield *et al.* 1996) y larvas de polillas minadoras de hojas (Whitfield y Wagner 1991). Todas las especies tienen virus asociados (Stoltz *et al.* 1984) con los cuales vencen el sistema inmune y la fisiología de sus hospederos. Las especies más estudiadas pertenecen al género *Toxoneuron* (usualmente referido como *Cardiochiles* Viereck), parasitoide del gusano del tabaco *Heliothis virescens* (F.) para

el cual existen estudios sobre biología y aspectos morfológicos, fisiológicos, inmunológicos y bioquímicos (Vinson y Lewis 1965; Vinson 1969, 1972 y 1978; Vinson y Scott 1974).

Importancia económica

Algunas especies han sido liberadas para el control de pirálidos plaga, por ejemplo *Cardiochiles diaphaniae* Marsh en cucurbitáceas y hortalizas (Dangerfield *et al.* 1996).

Cenocoeliinae Szépligeti, 1901

Adaptado de van Achterberg (1997c)

Diagnosis

La subfamilia Cenocoeliinae es un grupo pequeño y uniforme con especies entre 3 y 11 mm de longitud. El metasoma está unido a la parte superior del propodeo muy por encima de la inserción metacoxal. Hábitus característico: cabeza grande; carena occipital completa y coloración alar usualmente subhialina, con bandas o completamente obscura (Figura 29.86).

Taxonomía

Los Cenocoeliinae tienen una amplia distribución, sin embargo, en el Neotrópico solo se presenta la tribu Cenocoeliini van Achterberg (1994a) con cinco géneros. Van der Ent y Shaw (1999) describen una nueva especie de *Capitoni* de Costa Rica y Braet y van Achterberg (2001a) describen nuevas especies de *Foenomorpha* de Guayana Francesa y Brasil.

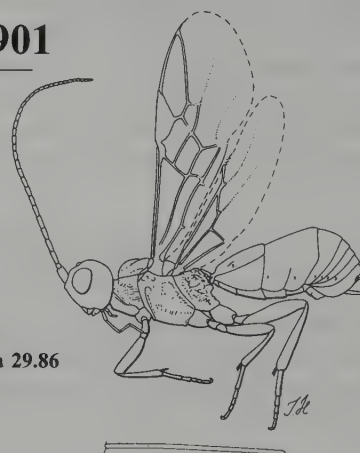


Figura 29.86

Biología

Shaw y Huddleston (1991) reúnen la limitada información en biología de Cenocoeliinae. Hasta donde se conoce, la mayoría de las especies son endoparasitoides koinobiontes de larvas de coleópteros xilófagos. La mayoría de registros de hospederos son de la familia Cerambycidae; sin embargo, algunas especies neotropicales han sido obtenidas a partir de especies de curculiónidos plaga en semillas (Saffer 1977, 1982).

Cheloninae Förster, 1862

Adaptado de Shaw (1997a)

Diagnosis

Tergos metasomales TI-TIII forman un caparazón que recubre el metasoma dorsalmente (Dudarenko 1974); ala anterior con vena r-m presente; vena Rs completa hasta el margen alar, carácter que los diferencia de otros braconidos con caparazón (Helconinae, Microgastrinae y Rogadinae), excepto de los Sigalphinae, de los que se diferencia por que el caparazón de

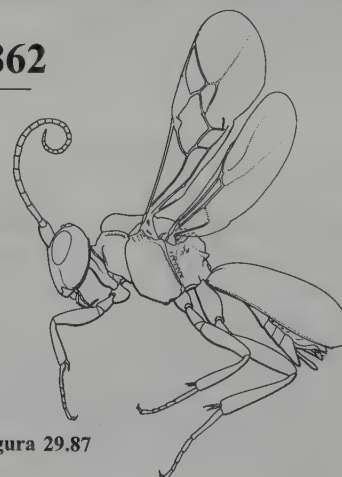


Figura 29.87

éstos presenta una articulación entre los tergos TI y TII. Cuando están vivos y se secan a punto crítico o químicamente, el resto del metasoma puede verse lateral o ventralmente. Los machos de *Chelonus* (*Microchelonus*) tienen una cavidad en el ápice del caparazón, cuya función posiblemente es la dispersión de feromonas sexuales (Figura 29.87).

Taxonomía

Los Cheloninae comprenden alrededor de 1.500 especies descritas en todo el mundo (Walker y Huddleston 1987). En el Neotrópico se registran diez géneros. Las revisiones de Zettel (1989a, b, 1990a, b, 1991, 1992a, b) y Shaw (1983) representan los principales trabajos taxonómicos de este grupo; sin embargo, en el Neotrópico la mayoría de especies de Cheloninae aún no están descritas, se necesitan revisiones filogenéticas que establezcan la identidad de los géneros. Braet y van Achterberg (2001a) describen nuevas especies de *Chelonus* de Guayana Francesa y Brasil.

Filogenia

De acuerdo con análisis filogenéticos en los que se han empleado caracteres morfológicos y moleculares, los Cheloninae hacen parte del linaje microgastroide (Dowton y Austin 1998; Whitfield 1998, 2003).

Biología y distribución

Los Cheloninae son endoparasitoides koinobiontes solitarios de huevos-larva de lepidópteros, especialmente Tortricodea y Pyraloidea (Shenefelt 1973b). Muchos de sus hospederos

son barrenadores en tallos, brotes o frutas; sin embargo, también parasitan hospederos enrolladores de hojas. Algunas especies atacan huevos expuestos, y especies con ovipositor largo atacan hospederos en condiciones ocultas (Shaw 1983). La larva de los Cheloninae tiene únicamente tres instares (Vance 1932), el primero puede sufrir diapausa dentro del hospedero parasitado, hasta que la larva hospedera madura y está lista para pupar (Balduf 1963), algunas especies aparentemente inducen la metamorfosis precoz del hospedero (Leluk y Jones 1989), en el último instar la larva emerge del hospedero (aunque su terminación caudal puede permanecer dentro) y completa su alimentación fuera. La larva de los Cheloninae teje un capullo de seda blanco y pupa dentro del capullo del hospedero. Existen especies de hábitos nocturnos y diurnos y algunas especies pueden ser localmente abundantes. Información adicional sobre biología de Cheloninae puede encontrarse en Medina *et al.* (1988); Shaw y Huddleston (1991).

Importancia económica

Los Cheloninae se utilizan con frecuencia en programas de control de lepidópteros plaga, como *Chelonus* (*Microchelonus*) *kellieae* Marsh, parasitoide del gusano de la papa; *Chelonus insularis* Cresson (= *texanus* Cresson) parasitoide de especies de *Heliothis* y *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) (Marsh 1978) y *Ascogaster quadridentata* Wesmael utilizado como control de tortricoides plaga en frutas (Shaw 1983). Algunos trabajos recientes en el Neotrópico son Hoballah *et al.* (2004) evaluando el potencial de parasitoides de *Spodoptera* en maíz; Penagos *et al.* (2003) en enemigos naturales de insectos plaga en maíz y Molina-Ochoa *et al.* (2003) en inventario de enemigos naturales de *Spodoptera frugiperda* en América.

Doryctinae Föerster, 1862

Adaptado de Marsh (1997)

Diagnosis

Los integrantes de esta diversa subfamilia presentan una abertura característica entre el clípeo y las mandíbulas, particularidad por la cual se les considera ciclóstomos; presentan protibia con una fila de espinas; carena occipital presente; propleurón con borde emarginado en la esquina apicolateral (la mayoría de especies) y doble nodo cerca del ápice de las valvas dorsales del ovipositor (Quicke *et al.* 1992). Figura 29.88.

Filogenia

Las relaciones evolutivas entre los géneros reconocidos de Doryctinae ha sido explorada por Belokobylskij (1987, 1992, 1993a, b); Quicke *et al.* (2001) y Belokobylskij *et al.* (2004); estos análisis invalidan el uso de las tribus utilizadas actualmente ya que no son grupos naturales. Por otra parte, destacan el gran número de homoplasias presentes en Doryctinae, lo que evidencia la falta de información para obtener una clasificación basada en grupos monofiléticos.

Taxonomía

Doryctinae, con cerca de 100 géneros y aproximadamente 390 especies descritas, es la subfamilia más diversa de Braconidae en el Neotrópico. Los géneros colectados con mayor frecuencia son *Heterospilus* Haliday y *Notiospathius* Matthews y Marsh. Se estima que el género *Heterospilus* Haliday puede tener más de 300 especies en el Neotrópico, de las cuales el 90% no han sido descritas (Marsh 1997). Los trabajos taxonómicos más recientes para el Neotrópico son: Marsh (2002), con claves para los géneros y descripciones y claves para las especies de Costa Rica, excepto el género *Heterospilus*; Achterbeg y Marsh (2002); Barbalho y Penteado-Dias (1998, 2000, 2002); Barbalho *et al.* (1999, 2004); Braga *et al.* (2002); Braet y van Achterberg (2001b); Braet *et al.* (2003); Félix y Penteado-Dias (2004); Marsh (1982a, b, 1983a, b, 1984, 1988, 1989, 1991, 1993); Matthews y Marsh (1969 y 1973); Quicke y Marsh (1992); Ramírez y Marsh (1996).

Biología

Aunque se conoce muy poco sobre los hábitos de esta subfamilia, la mayoría de especies conocidas son ectoparasitoides idiobiontes de larvas de coleópteros barrenadores de troncos y unos pocos atacan lepidópteros barrenadores de tallos y larvas de sínfitos. Algunas especies del género *Allorhogas* son fitófagas en semillas (Macêdo y Monteiro 1989; Marsh 1991; Marsh *et al.* 2000). Especies de *Psenobolus* Reinhard han sido obtenidas de agallas en Costa Rica con machos que despliegan un extremo dimorfismo sexual, similar al que presentan calcidoideos machos formadores de agallas (Marsh 1997). Una especie del género *Sericobracon* se ha obtenido como endoparasitoide de Embiidina (Shaw y Edgerly 1985). *Heterospilus microstigma* Richards y algunas especies relacionadas de



Figura 29.88

Heterospilus Haliday han sido obtenidas de nidos de *Microstigma* Ducke (Sphecidae) (Matthews 1968); otras especies de *Heterospilus* atacan sínfitos y lepidópteros plaga en tallos (Marsh 1997); López-Martínez *et al.* (2003) registran un nuevo hospedero de *Stenocorse bruchivora*; Marsh y Melo (1999) recopilan la biología y sistemática del género *Heterospilus* en el Nuevo Mundo. Especies de *Ypsistocerus* han sido encontradas en nidos de *Nasutitermes* Cushman (1923) y Brues (1923); sin embargo, aún no se sabe con certeza si parasitan termitas o algún grupo inquilino en sus nidos (Quicke y van Achterberg 1997).

Importancia económica

Los Doryctinae, y en particular el género *Heterospilus*, tienen un diverso rango de hospederos, aunque la gran mayoría ha sido obtenida de larvas de Coleoptera, por lo cual tienen un gran potencial para el control natural de coleópteros plaga. La fauna neotropical no ha sido explorada para conocer su eficiencia en control biológico.

Euphorinae Förster, 1862

Adaptado de Shaw (1997b)

Diagnosís

Ausencia de la vena 2cu-a del ala anterior. Otras características son: primer tergo metasomal peciolado; reducción de la venación alar; vena r-m del ala anterior ausente (en la gran mayoría de especies); celda 2Cu muy grande, se presenta como convergencia en Blacinae, Helconinae y Aphidiinae. Vena 3Rs del ala anterior curva, ésta característica separa Euphorinae de Meteorinae, aunque se presenta como convergencia en algunos Helconinae. Figura 29.89.

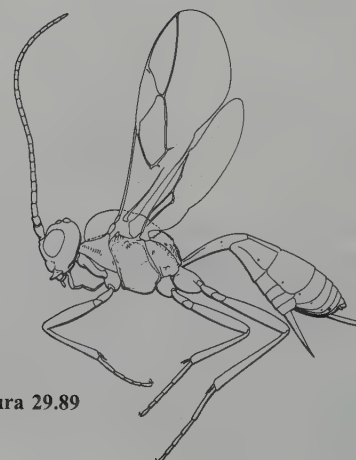


Figura 29.89

Filogenia

En general, se acepta la relación de Euphorinae con la subfamilia Meteorinae y aunque algunas veces el género *Meteorus* Haliday ha sido incluido dentro de los Euphorinae, como en Quicke y van Achterberg (1990), Shaw (1985) restringe los límites de la subfamilia para incluir únicamente los braconidos parasitoides de insectos adultos. Shaw (1988, 2004) discute la filogenia y posible evolución del parasitismo de adultos dentro de la subfamilia Euphorinae.

Taxonomía

Aunque los Euphorinae son muy diversos en el Neotrópico, existen pocos trabajos de revisión para esta región: Papp (1965) en el género *Aridelus* Marshall; Loan y Lloyd (1974) describen una nueva especie de *Microctonus*; Haeselbarth y Loan (1983) describen *Townesilitus*; Shaw (1987) describe el género *Orionis*; Shaw (1995a) describe una nueva especie de *Centistes* de Brasil; van Achterberg y Shaw (2000) describen nuevas especies del género *Centistina*; Shaw y Marsh (2000) revisan el género *Marshiella*, Shaw y Papp (2000b) presentan un estudio del género *Falcosyntretus* describiendo nuevas especies; Shaw (2002) describe dos nuevas especies de *Betelgeuse* en México; Williams *et al.* (2003) describen una nueva especie de *Leiophron* en Argentina.

Biología

Los Euphorinae son en su mayoría endoparasitoides koinobiontes solitarios de insectos holometábolos adultos: coleóp-

teros (*Perilitus* Nees, *Dinocampus* Förster, *Microctonus* Wesmael y *Centistes* Haliday), himenópteros (*Syntretus* Förster) y neurópteros (*Chrysopophthorus* Goidanich) o ninfas o adultos de heterópteros y psocópteros (*Peristenus* Förster, *Leiophron* Nees, *Aridelus* Marshall, *Wesmaelia* Förster, *Holdawayella* Loan y *Euphoriella* Ashmead) (Shaw 1997b, 2004).

En comparación con otras subfamilias de Braconidae, la subfamilia Euphorinae tiene un amplio grupo de hospederos y posiblemente su diversificación se deba a la estrategia de parasitar insectos adultos (Tobías 1965; Shaw 1985, 1988, 2004). En consecuencia, ha ocurrido una diversificación utilizando otros coleópteros fitófagos como Curculionidae y Scolytidae y algunos predadores como Carabidae y Coccinellidae. El uso de otros órdenes probablemente ha surgido a través del parasitismo de especies con hábitos alimenticios similares en el mismo microhábitat (Shaw 1997b). Información adicional sobre biología de los Euphorinae se encuentra en Shaw y Huddleston (1991) y Shaw (1988, 1995a, 2004).

Importancia económica

Algunos Euphorinae han sido utilizados para controlar coleópteros o heterópteros plaga. De acuerdo con Loan y Lloyd (1974), *Microctonus hyperodae* Wesmael ha sido utilizada en el control del gorgojo *Hyperodes bonariensis* (Coleoptera: Curculionidae); *Centistes* Haliday se estudia como control del gusano del algodón (*Diabrotica*) en Estados Unidos (Shaw 1995b) y especies de *Peristenus* Förster y *Leiophron* se utilizan como control de especies de *Lygus* (Williams *et al.* 2003).

Gnamptodontinae Fischer, 1970

Adaptado de Wharton (1997b)

Diagnosis

Especies muy pequeñas, usualmente con menos de 3 mm; segundo tergo metasomal con un surco delimitando un área basal medial transversa; ausencia de carenas epicnemiales y usualmente también occipital. Figura 29.90.

Taxonomía

Se reconocen tres géneros, pero únicamente *Gnamptodon* Haliday y *Pseudognamptodon* Fischer se encuentran en el

Neotrópico. Descripciones de especies se encuentran en Fischer (1977); Marsh (1979a); Cirelli *et al.* (2002).

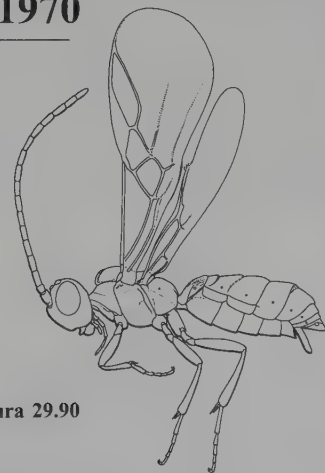


Figura 29.90

Filogenia

De acuerdo con Buckingham y Sharkey (1988), las subfamilias Alysiinae, Gnamptodontinae y Opiinae son grupos hermanos con base en la posición de las glándulas de Hagen en el tergo 9, esto se corrobora por la presencia de otros caracteres derivados, que son compartidos por todo el grupo de braconidos ciclóstomos.

Biología

Hasta donde se conoce, los Gnamptodontinae parasitan lepidópteros de la familia Nepticulidae (van Achterberg 1983b; Whitfield y Wagner 1991; Shaw y Huddleston 1991). Se ignora si son ecto o endo parasitoides (van Achterberg 1983b); sin embargo, se sospecha que son endoparasitoides koinobiontes (Shaw y Huddleston 1991).

Helconinae Förster, 1862

Adaptado de Sharkey (1997e)

Diagnosis

La tribu Helconini se reconoce por la siguiente combinación de caracteres: ala posterior con vena transversal anal (a) presente; ala anterior con dos venas transversales anales; celda 1+2Rs del ala anterior presente, estrechándose hacia la parte anterior (Figura 29.91). Existen registros de los géneros *Helcon* y *Wroughtonia* para Sudamérica; no obstante, las especies no están descritas.

Los géneros *Diospilus* Haliday y *Baeacis* Förster de la tribu Diospilini presentan la celda 1+2Rs de lados paralelos o ligeramente más ancha anteriormente, carena occipital presente y primer tergo metasomal no peciolado. *Vadum* Mason presenta dos dientes en el ápice del clípeo. *Taphaeus* Wesmael tiene carena occipital presente, celda 1+2Rs del ala anterior presente —estrechándose anteriormente—, vena 1Rs del ala anterior ausente, vena 2cu-a del ala anterior presente, clípeo sin dientes y metasoma no peciolado. *Topaldios* Papp es similar a *Taphaeus* Wesmael excepto por las venas 1Rs del ala anterior presente y 2cu-a del ala anterior presente o ausente.

La tribu Brachistini carece de la vena r-m del ala anterior; en muchos, los tres primeros tergos metasomales forman un caparazón; vena 2cu-a del ala anterior presente; carena occipital completa dorsalmente; peciolo con fosas dorsolaterales débiles o ausentes; y escudelo sin carena lateral.

Taxonomía

Sharkey (1997e) presenta una clave para las tribus y géneros del Nuevo Mundo. No existen claves al nivel de especies para Neotrópico: Papp (1995) presenta una clave de los géneros neotropicales de Diospilini; Shenefelt (1970a) cataloga las especies de Brachistini para toda América. Gibson

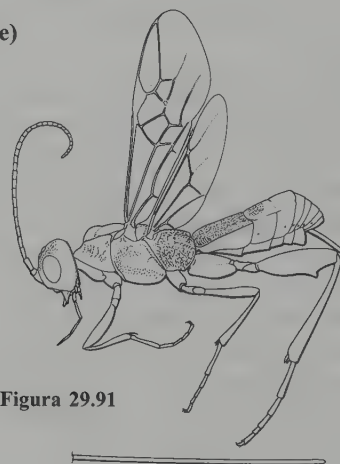


Figura 29.91

(1972, 1974) elabora descripciones y claves para las especies de *Urosigalphus* de México y Sudamérica respectivamente.

La tribu Helconini tiene 12 géneros en todo el mundo, tres de los cuales se encuentran en el Neotrópico: *Wroughtonia*, *Helcon* y *Vervoortihelcon*. La tribu Diospilini está distribuida en todo el mundo con 13 géneros, cuatro de los cuales se encuentran en el Neotrópico: *Vadum* Mason, *Baeacis* Förster, *Diospilus* Haliday y *Topaldios* Papp. La tribu Brachistini es cosmopolita con 11 géneros, seis de los cuales se encuentran en el Neotrópico: *Urosigalphus* Ashmead, *Eubazus* Nees, *Triaspis* Haliday, *Schizoprymnus* Förster, *Alioulus* Say y *Nealiolus* Mason.

Biología

Los Helconini son endoparasitoides solitarios de larvas de Cerambycidae y posiblemente otros coleópteros barrenadores de troncos (Tobias 1967b, Shaw y Huddleston 1991). Las especies que se conocen de Diospilini son endoparasitoides solitarios de coleópteros fitófagos como Curculionidae y Nitidulidae (Shaw y Huddleston 1991). Los Brachistini se conocen como endoparasitoides de huevos-larva de

Coleoptera, usualmente de Curculionidae o Bruchidae (Clausen 1954; Haeselbarth 1962; Parnell 1964; Čapek 1971; Alauzet 1987; Shaw y Huddleston 1991). Charlet (1994) reporta *Nealiolus curculionis* (Fitch) ovipositando dentro de los primeros instares larvales del gorgojo del tallo de girasol *Cylindrocopturus adspersus* (LeConte). Estudios biológicos completos se han publicado en *Eubazus semirugosus* (Nees), parasitoide de *Pissodes spp.* (Curculionidae); otros estudios han sido en especies de *Triaspis* (Beirne 1946; Berry 1947; Obrtel 1960).

Importancia económica

Algunas especies de *Nealiolus* y *Eubazus* representan los parasitoides más importantes de especies de *Pissodes* plagas en coníferas. Por otra parte, especies de *Triaspis* son criadas para combatir gorgojos plaga (Sharkey 1997e).

Especies de algunos géneros de Helconini o de Diospilini podrían ser importantes en el control natural de plagas, debido a que atacan ceraméricidos y curculiónidos.

Homolobinae van Achterberg, 1979

Adaptado de Wharton (1997c)

Diagnosis

Los Homolobinae son braconídeos no ciclóstomos, de tamaño mediano y de color amarillo pálido, similares a los Macrocentrinae de los que se diferencian por no presentar espinas en el metatrocantelo. Otras características diagnósticas son: carena occipital presente; depresión escutelar presente; vena transversal r-m del ala anterior presente y celda 1+2Rs rectangular. Figura 29.92.

Exasticolus van Achterberg y *Homolobus* Förster tienen oviposidores muy cortos; son de hábitos nocturnos y de color pálido. Las especies conocidas atacan hospederos expuestos.

Biología

Los Homolobinae son endoparasitoides koinobiontes solitarios de macrolepidópteros. Entre los hospederos conocidos del género *Homolobus* Förster se encuentran especies

de las familias Noctuidae y Geometridae (Shaw y Huddleston 1991); existe solo un registro de hospedero para *Exasticolus* van Achterberg en la familia Lasiocampidae (van Achterberg 1979). Se conoce también que *Homolobus* completa su alimentación como ectoparasitoide después de que el hospedero ha construido su capullo (Allen 1982).

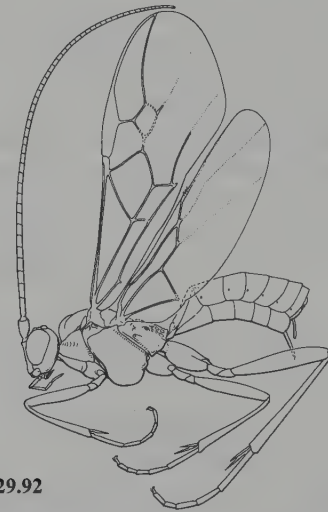


Figura 29.92

Hormiinae Förster, 1862

Adaptado de Whitfield y Wharton (1997)

Diagnosis

La gran mayoría de las especies de Hormiinae tienen labro cóncavo y expuesto, por lo que pueden considerarse ciclóstomos; en general los Hormiine se reconocen por la ausencia de caracteres asociados con el resto de braconídeos ciclóstomos. Figura 29.93

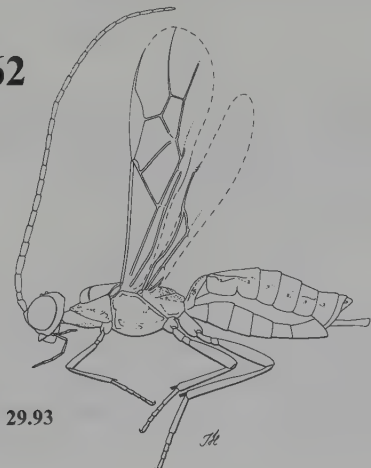


Figura 29.93

Biología

Todas las especies conocidas de Hormiinae son ectoparasitoides de hospederos ocultos como minadores o enrolladores de hojas, barrenadores de tallos, semillas u hongos. Algunos géneros son fitófagos formadores de agallas, como *Monitoriella* (Infante *et al.* 1995) y *Aspilodemon* (Rubens *et al.* 2001). La mayoría de las especies ubicadas en Rhyssalini, Hormiini, Pambolini y probablemente Hydrangeocolini son idiobiontes (Askew y Shaw 1986) y se desarrollan rápidamente en el último instar larval del hospedero, con excepción de *Rhysipolis* Förster y posiblemente también algunos géneros relacionados, en los que los hospederos recobran su actividad después de ser parasitados (M. Shaw 1981, 1983; Whitfield 1992).

Taxonomía

Los géneros incluidos dentro de la subfamilia Hormiinae no están estrechamente relacionados, de hecho, algunos de

ellos pueden estar más relacionados con miembros de otras subfamilias, especialmente de Doryctinae, Rogadinae y Opiinae. Clark 1965, Wharton (1993b) y van Achterberg (1995a) discuten su ubicación taxonómica. Recientemente se han descrito nuevos taxones como *Pseudorhysipolis* Scatolini *et al.* (2002) y *Andesipolis* Whitfield *et al.* (2004) que revalidan los límites de clasificación de esta subfamilia.

Importancia económica

Algunas especies de *Colastes* Haliday y *Shawiana* van Achterberg han sido utilizadas como control de agromizidos y tentredinidos minadores de hojas. Es posible que otros géneros puedan ser utilizados para controlar larvas de lepidópteros barrenadores, minadores y enrolladores de hojas. Los géneros *Allobracon* Gahan, *Chremylus* Haliday, *Hormius* Nees, *Oncophanes* Förster y *Rhysipolis* Förster tienen por lo menos una especie que ha sido obtenida de un insecto plaga, sin embargo ninguna de éstas ha sido evaluada.

Ichneutinae Förster, 1862

Adaptado de Sharkey (1997f)

Diagnosis

Los Ichneutinae se caracterizan por ser no ciclóstomos y poseer una o más espinas en el ápice de la tibia anterior. Adicionalmente, las setas de la envoltura del ovipositor se restringen al ápice, el ovipositor es más corto que la longitud del cuerpo, con frecuencia escasamente expuesto. Un pequeño grupo de especies de *Paroligoneurus* Muesebeck tiene mandíbulas exodontas. Figura 29.94

Taxonomía

Esta subfamilia tiene nueve géneros, ocho de los cuales se encuentran en el Neotrópico. Shenefelt (1973a) cataloga las especies de Ichneutinae del mundo.

Biología

La mayoría de los Ichneutinae son endoparasitoides koinobiontes de sínfitos de las familias Argidae y Tenthredinidae; los géneros *Oligoneurus* Szépligeti, *Paroligoneurus* Muesebeck y *Lispixys* Mason, atacan lepidópteros minadores de

hojas. La biología conocida de algunas especies, sugiere que todos los miembros atacan los huevos del hospedero y emergen del último instar larval. La biología de los Ichneutinae parasitoides de sínfitos es revisada por Shaw y Huddleston (1991). Por otra parte, algunas especies de Ichneutinae podrían tener potencial en el control biológico de sínfitos y lepidópteros plaga.

Filogenia

Sharkey y Wharton (1994) revisan y hacen un análisis cladístico y presentan claves para los géneros.

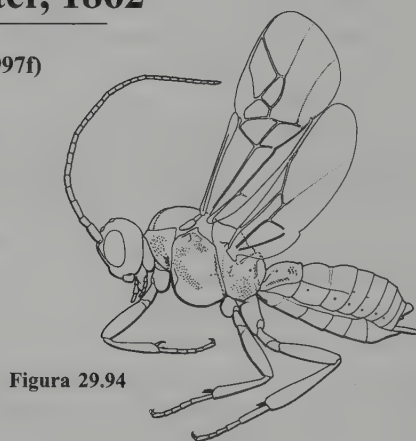


Figura 29.94

Macrocentrinae Förster, 1862

Adaptado de Wharton (1997d)

Diagnosis

Los Macrocentrinae son braconídeos no ciclóstomos, la gran mayoría de color amarillo pálido y actividad crepuscular o nocturna. Sus principales características diagnósticas son: ausencia de carena occipital; presencia de dientes en el metatrocántelo; ala anterior con celdas 1R1, 1+2Rs y 2R1 excepto *Macrocentrus incompleta* Muesebeck. Figura 29.95



Figura 29.95

Taxonomía

La mayoría de las especies descritas pertenecen al género *Macrocentrus* Curtis. Muesebeck (1932) presenta algunos detalles genéricos importantes de características al nivel de género. Wharton (1997d) presenta claves para los géneros del Nuevo Mundo.

Biología

La subfamilia Macrocentrinae incluye endoparasitoides koinobiontes solitarios y gregarios de larvas de lepidópteros (Clausen 1940; Shaw y Huddleston 1991). Hasta donde se conoce, las especies gregarias son poliembriónicas (Wharton 1997d). Dos especies tienen información detallada de su biología, *M. ancylivorus* Rohwer en Daniel (1932) y Finney

et al. (1947) y *M. grandii* Goidanich en Parker (1931) y Ding *et al.* (1989). Especies de *Macrocentrus* e *Hymenochaonia* Dalla Torre con ovipositores largos depositan sus huevos en los primeros instares larvales de hospederos ocultos en zarcillos, tallos, tubérculos u hojas enrolladas. Especies de *Austrozele* Roman y *Dolichozele* Viereck con ovipositores cortos atacan hospederos más expuestos como arctiidos y geometridos. Detalles adicionales de su biología pueden encontrarse en y Shaw y Huddleston (1991).

Importancia económica

Las especies *Macrocentrus ancylivorus* Rohwer y *M. cingulum* Brischke (como *M. grandii* Goidanich) han sido utilizadas como control de pirálidos, geléchidos y tortricidos plaga. Adicionalmente, *Hymenochaonia delicata* (Cresson) parasita diferentes especies de Tortricidae plaga (Allen 1962).

Masoninae van Achterberg, 1995

Adaptado de van Achterberg (1997d)

Diagnosis

Los Masoninae son braconídeos no ciclostomados muy pequeños, con 1 o 2 mm de longitud; hembras braquípteras con ovipositor expuesto, rígido y curvo hacia arriba, mucho más corto que el metasoma; palpos labiales unisegmentados en ambos sexos; protarsos muy cortos; carena occipital completa dorsalmente; cabeza prognata; antena corta con 14 a 19 segmentos. Los machos alados se caracterizan por una cabeza corta y alas sin venación. Figura 29.96.

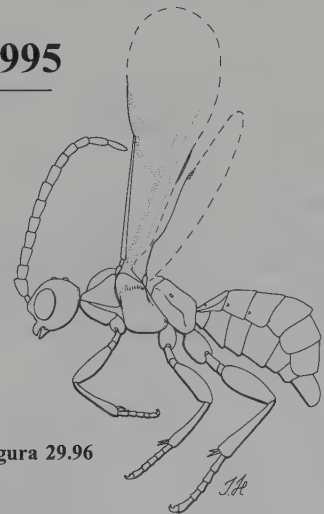


Figura 29.96

Taxonomía

En la Región Neotropical se reconoce solo el género *Masona*

van Achterberg 1995a. Los especímenes de la subfamilia Masoninae son capturados principalmente en trampas de interceptación, sacos Winkler o extractores. Se desconoce su biología y por ende su potencial como control biológico.

Mendesellinae Whitfield y Mason, 1994

Adaptado de Whitfield (1997d)

Diagnosís

Los Mendesellinae son braconidos no ciclostomos; entre sus características diagnósticas sobresalen: tergos laterales del primer segmento metasomal no esclerotizados; ala anterior con vena transversal r-m presente; espiráculos del pecíolo en los bordes externos del terguito medio. Figura 29.97

Taxonomía

La subfamilia Mendesellinae descrita por Whitfield y Mason (1994) esta representada por nueve especies distribuidas en dos géneros *Epsilogaster* y *Mendesella*, éste último en la selva húmeda de Centro y Sudamérica, de donde recientemente Valerio y Whitfield (2002) han descrito una nueva especie de Colombia.

Importancia económica

La única especie criada hasta el momento es *Epsilogaster bicolor* Whitfield y Mason parasitoide de larvas de Momifidos (Lepidoptera) en *Cephalanthus occidentalis* L. (Rubiaceae) Whitfield (1997d).

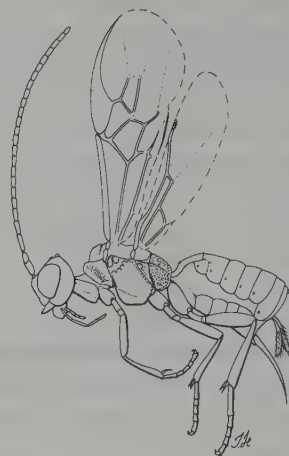


Figura 29.97

Meteorideinae Tobias, 1967

Adaptado de Sharkey (1997g)

Diagnosís

Los Meteorideinae son braconidos no ciclóstomos, sus principales caracteres diagnósticos son: ala posterior con la vena Cub presente; celda 1+2Rs del ala anterior cuadrada; segmentos terminales del metasoma comprimidos lateralmente: ovipositor muy corto. Figura 29.98

Taxonomía

Los Meteorideinae comprenden los géneros *Meteoridea* Ashmead y *Pronkia* van Achterberg. Solo el género *Meteoridea* se encuentra en el Neotrópico. Hasta donde se conoce, son parasitoides gregarios de larvas de Lepidoptera y pupan

dentro de la pupa del hospedero (van Achterberg 1984a). Shenefelt (1970a) cataloga las especies de *Meteoridea* del mundo. Penteado-Dias (1996) ha descrito especies de *Meteoridea* de Brasil.

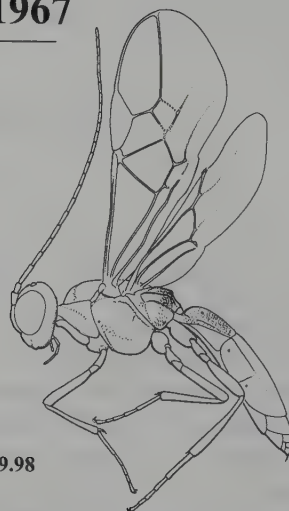


Figura 29.98

Biología

Las especies conocidas son endoparasitoides de lepidópteros; estas especies ovipositan en la larva y emergen del estado pupal del hospedero.

Importancia económica

Debido a que son muy escasos en los muestreos y no se sabe mucho de su biología, aun no se conoce su potencial en control biológico.

Meteorinae Cresson, 1888

Adaptado de Shaw (1997c)

Diagnosis

Los Meteorinae son braconídeos no ciclóstomos. Sus principales caracteres diagnósticos son: primer tergo metasomal (T1) peciolado; ala anterior con vena transversal 2cu-a ausente, motivo por el cual la celda 1M es abierta; vena Rs recta, alcanzando el ápice del ala; vena transversal r-m presente; celda 1+2Rs romboide o cuadrada típica; carena longitudinal media del propodeo dividida en el extremo del ápice (Maetô 1990; S. Shaw 1997c). Figura 29.99.

Taxonomía

Meteorine ha sido considerada una tribu dentro de Euphorinae (Marsh 1979a; Gauld y Bolton 1988; Quicke y van Achterberg 1990); actualmente son considerados como subfamilia (S. Shaw 1985, 1995, 1997c; Maetô 1990; Shaw y Huddleston 1991) compuesta por los géneros *Meteorus* Haliday y *Zelex* Curtis. Zitani *et al.* (1998) presentan un estudio de la sistemática y biología de las especies de *Meteorus* en Costa Rica.

Biología

Todos los Meteorinae son endoparasitoides koinobiontes solitarios o gregarios nocturnos de larvas de Coleoptera o Lepidoptera. Especies de *Meteorus* Haliday tienen un amplio rango de hospederos (van Achterberg 1979; West y Miller 1989; Maetô 1990). Los hospederos más frecuentemente utilizados son lepidópteros de las familias Noctuidae, Geometridae y Tortricidae, pero también parasitan Hepialidae, Zygaenidae, Tineidae, Gelechiidae, Pyralidae, Papilionidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Lasiocampidae, Thaumetopocidae y Artiidae (Muesebeck 1923). Los parasitoides solitarios de lepidópteros

arbóreos típicamente emergen de la larva y pupan afuera, permaneciendo en un capullo suspendido por un largo y delgado hilo (Clausen 1940; Gauld y Bolton 1988). Las especies gregarias de *Meteorus* usualmente forman su capullo juntas, agrupadas de manera irregular (De León 1933) y aunque se aprecia un solo hilo terminal, todos los hilos están entrelazados (S. Shaw 1985). Las especies que atacan larvas de Coleoptera utilizan hospederos ocultos en cortezas u hongos, especialmente Cerambycidae, Tenebrionidae, Scolytidae, Biphyllidae, Melandryidae y Cisidae. Hasta donde se conoce, las especies de *Meteorus* Haliday atacan larvas de coleópteros dentro de galerías (DeLeon 1933, Mason 1973, Maetô 1990).

Importancia económica

Muchos de los hospederos de Meteorinae son considerados plaga; consecuentemente, algunas especies de *Meteorus* han sido estudiadas con propósitos de control biológico (Muesebeck 1923), algunos ejemplos son: *M. hypophloeae* Cushman parasitoide de gorgojos (DeLeon 1933) y *M. laphyginae*, parasitoide de especies de *Spodoptera* (Ortegón *et al.* 1988).

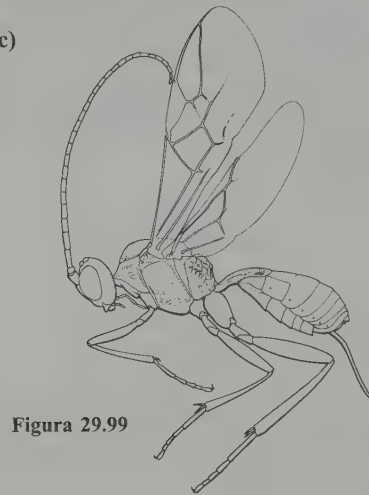


Figura 29.99

Microgastrinae Föerster, 1862

Adaptado de Whitfield (1997e)

Diagnosis

Los Microgastrinae son braconídeos no ciclóstomos; sus caracteres diagnósticos más sobresalientes son: 16 flagelómeros (aunque pueden parecer subdivididos cuando las placodas de sensilias están arregladas en filas pares por flagelómero), espiráculos del primer segmento metasomal situados en los tergos laterales; venación alar reducida apicalmente. Figura 29.100.

Filogenia

Recientemente Mardulyn y Whitfield (1999) y Whitfield *et al.* (2002) hacen un intento por establecer las relaciones filogenéticas de los géneros de Microgastrinae basados en morfología y caracteres moleculares; sin embargo, pese a sus esfuerzos, actualmente no es posible establecer tribus formales, sino grupos informales de géneros debido a falta de información, relacionada con la ausencia de trabajos en la fauna del Neotrópico (Whitfield 1997e; Whitfield *et al.* 2002).

Taxonomía

La taxonomía de este grupo ha sido muy dinámica; Nixon (1965) describió dos nuevos géneros para las especies del Neotrópico y rescató otros nombres genéricos, aumentando el número de géneros reconocidos de ocho a trece; Mason (1981) en su reclasificación propuso 41 géneros, 18 de ellos nuevos, clasificación que elevó al rango de género muchos de los grupos de especies de *Apanteles* Föerster considerados en Nixon (1965). La revisión de Mason tiene un concepto mucho más restringido de *Apanteles*, aunque este género tiene un número cercano a las 1.000 especies descritas en todo el mundo (Whitfield 1997e).

Existe un catálogo para las especies del mundo (Shenefelt 1972, 1973a); desde entonces, descripciones de nuevos taxones introducen cambios en los conceptos de géneros como *Glabromicroplitis* (Papp 1986), *Lathrapanteles* (Williams 1985), *Napamus* (Papp 1993), *Xanthapanteles* (Whitfield 1995), *Alphomelon* Mason (Deans *et al.* 2003), *Austrocotesia* Austin y Dangerfield, *Wilkinsonellus* Mason, *Xenogaster* Mason.

Mason (1981) estima un total de 5.000 a 10.000 especies en todo el mundo; hasta hoy, han sido descritas alrededor

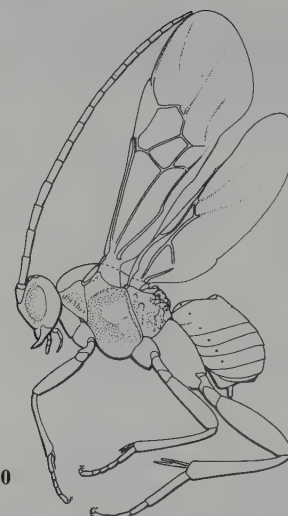


Figura 29.100

de 3.000 especies. Existen algunas revisiones recientes en el Neotrópico: *Sendaphne* Nixon Scatolini y Pentead-Dias (1999), *Teremys* Mason en Valerio y Whitfield (2003), *Exoriza* Mason Valerio *et al.* (2004) y *Deuterixys* Mason Whitfield y Oltra-Moscardo (2004).

Biología

Las especies de Microgastrinae atacan virtualmente todo el espectro taxonómico y biológico de Lepidoptera, a excepción de Hepialidae y otros pocos linajes primitivos de Lepidoptera; recientemente van Achterberg (2002a) reporta una especie de *Apanteles* parasitando una larva terrestre de Trichoptera, lo que constituye el primer registro de esta subfamilia parasitando un hospedero fuera de Lepidoptera. Todas las especies son endoparasitoides koinobiontes de larvas y abandonan el hospedero en el último instar larval para pupar. Unas pocas especies de *Deuterixys* Mason y *Pholetesor* Mason hilan sus capullos dentro del capullo o resguardo prepupal del hospedero. La mayoría de las especies son solitarias pero un gran número de especies son gregarias en hospederos de gran tamaño, como Sphingidae y Saturniidae en los que cientos de larvas pueden emerger para hilar los capullos solos o en masa, comportamiento que puede ser usado como diagnóstico para reconocer especies. Esta subfamilia posee quizá el mayor número de especies de biología conocida y la literatura es muy abundante; sin embargo, son pocos los trabajos que pueden citarse para el Neotrópico excepto por algunos como Janzen *et al.* (2003). Para una revisión general de la biología puede consultarse Shaw y Huddleston (1991).

Importancia económica

La subfamilia Microgastrinae es el grupo de mayor importancia económica debido a su efectividad en el control de lepidópteros plaga. Más de 100 especies de este grupo han sido usadas en todo el mundo para controlar lepidópteros, entre los cuales están: noctuidos, gelechiidos y pyralidos en cultivos; tortricidos y lymantriidos en bosques y huertos y gracillariidos y tineidos en productos almacenados. Como

controladores efectivos se destacan: *Cotesia marginiventris* (Cresson) en *Spodoptera exigua* (Pyralidae) (Ruberson y Whitfield 1996), *Pseudapanteles dignus* (Muesebeck) en el gusano del tomate (Cardona y Oatman 1971), *Cotesia flavipes* Cameron en *Diatrea saccharalis* (Pyralidae) barrenador de la caña de azúcar (Fuchs *et al.* 1979), *Apanteles fumiferanae* Viereck (Lewis 1960), *Cotesia melanoscela* (Ratzeberg) en la polilla gitana (Clausen 1978), *Pholetesor pedias* Nixon en el minador de hojas de manzana (Laing y Heraty 1981) y *Apanteles carpatus* (Say) Fallis (1942).

Microtypinae Szépligeti, 1908

Adaptado de van Achterberg (1997e)

Diagnosis

Los Microtypinae se reconocen por ser no ciclóstomos; ala anterior con vena r-m presente, dando lugar a la celda 1+2Rs del ala anterior triangular; carena occipital completa o presente solo dorsalmente y ala posterior con vena M menor que dos veces la longitud de la vena M+Cu. Figura 29.101.

Taxonomía

Neomicrotypus es el único género conocido en la Región Neotropical, sus especies han sido revisadas por van Achterberg (1992c).

Biología

Todas las especies conocidas son endoparasitoides koinobiontes de microlepidópteros de las familias Pyralidae,

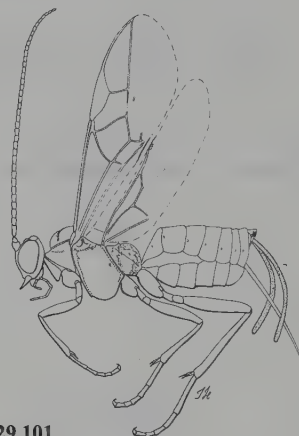


Figura 29.101

Tortricidae y Gelechiidae (van Achterberg 1997e).

Importancia económica

Van Achterberg (1997e) menciona que algunas especies de *Microtypus* Ratzeburg son enemigos naturales de *Dioryctria* y *Acrobasis* (Lepidoptera: Pyralidae).

Miracinae Viereck, 1918

Adaptado de Whitfield (1997f)

Diagnosis

Los Miracinae son braconídeos no ciclóstomos de tamaño pequeño; primer tergo metasomal estrecho con estrias y tergos laterales membranosos, aunque éstas características los separan del resto de braconídeos no los separa de los Mendesellinae de los que difieren por la ausencia de la vena

transversal r-m en el ala anterior y una esculturación en forma de «Y» en el segundo tergo metasomal. Figura 29.102.

Taxonomía

La subfamilia Miracinae está compuesta únicamente por el género *Mirax* Haliday, presente en el Neotrópico y consi-

derado tradicionalmente como parte de los Microgastrinae (Nixon 1965; Marsh 1979a). Sin embargo, actualmente Miracinae se reconoce como una subfamilia (Mason 1981; Quicke y van Achterberg 1990; Whitfield y Mason 1994).

Biología

Todas las especies conocidas son endoparasitoides y los adultos emergen del capullo del hospedero; las especies que han podido criarse han sido obtenidas de minadores de hojas, usualmente Nepticulidae, Heliozelidae, Gracillaridae y Tischeridae (Whitfield y Wagner 1991).

Importancia económica

Especies del género *Mirax* Haliday han sido obtenidas de minadores de hojas en arbustos y árboles, incluyendo

cafetales (Muesebeck 1937); sin embargo, muy pocos intentos se han hecho para utilizar sus especies en control biológico.

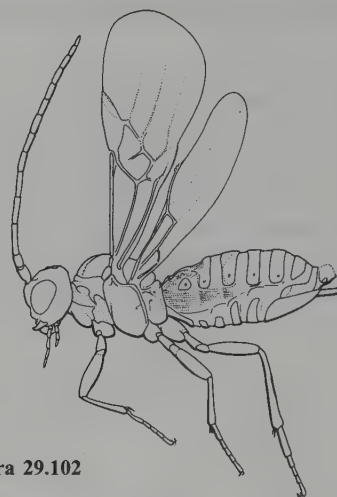


Figura 29.102

Opiinae Blanchard, 1845

Adaptado de Wharton (1997e)

Diagnosis

Los Opiinae presentan labro plano o levemente cóncavo. Otras características son: ausencia de carena epicnemial y ausencia total o parcial de carena occipital; distancia desde la base del ala anterior hasta el estigma, menor que la distancia entre el estigma y el margen alar. Figura 29.103.

Taxonomía

Existen revisiones para el mundo (Fischer 1972, 1977, 1987); posteriormente se han descrito algunas especies (Wharton y Marsh 1978; Fischer 1978, 1979a, b, 1980a, b, 1983a, b; De Santis 1982; Ovruski y Wharton 1996). Durante la primera mitad del siglo XX la mayor parte de estudios en Opiinae se basaron en la clasificación de Gahan (1915), en la que la mayoría de especies se ubicaba en el género *Opius* Wesmael sin ninguna agrupación. Fischer (1972) ubica la mayor parte de las especies de Opiine en *Opius* y las clasificó en 36 subgéneros, basado en Föerster (1862) y Thomson (1895), desde entonces se han adicionado nuevos subgéneros (Fischer 1984, 1986). Fischer (1972) reconoce 23 géneros y los ubica en cuatro tribus. Los conceptos de tribus y

géneros son revisados por Tobias (1977), Wharton y Marsh (1978), van Achterberg (1983b) y Wharton (1987 y 1988a) los cuales han introducido algunos cambios; sin embargo, gran parte del trabajo de Fischer sigue y seguirá vigente hasta que se logre una clasificación satisfactoria.

Biología

Los Opiinae son endoparasitoides de Diptera Cyclorrhapha; ellos ovipositan en larvas y emergen del último instar o del puparium de su hospedero (van den Bosch y Haramoto 1951; Prokopy y Webster 1978). Se conocen detalles de la biología

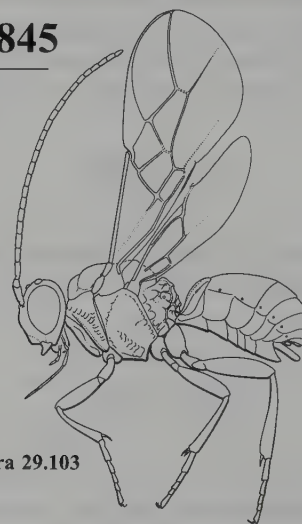


Figura 29.103

para unas pocas especies parasitoides de agromizidos minadores de hojas y de tefritidos plaga en frutas, la mayor parte de la información en Opiinae se limita a reportes de hospederos. Existen reportes confirmados de hospederos de 275 especies (Fischer 1971, 1972, 1977, 1987). Las especies que atacan tefritidos en frutas, aunque pueden tener un rango de hospederos bastante amplio, no son obtenidos de tefritidos que atacan flores o formadores de agallas (Wharton 1997e). Fischer (1969a, b, c) provee información de interés en rangos de hospederos de algunas de las especies más comunmente colectadas. Los estudios en la biología de los parasitoides de Tephritidae cubren muchos temas como: glándulas abdominales y sus secreciones (Teles da Silva y Palma 1985; Williams *et al.* 1988; Buckingham y Sharkey 1988), señalización acústica (Sivinski y Webb 1989), virus simbiosis (Lawrence y Akin 1990), regulación de hospederos y fisiología del desarrollo (Lawrence 1986a, b; 1988, 1990; Lawrence *et al.* 1990 en *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead); Greany *et al.* 1976, 1977; Lawrence *et al.* 1976; Ashley *et al.* 1977). Información adicional sobre la biología del desarrollo es provista por Fischer (1972) y Shaw y Huddleston (1991).

Importancia económica

Los Opiine han sido utilizados principalmente para controlar tefritidos plaga en frutas y agromizidos minadores de hojas (Silvestri 1914; Willard y Mason 1937; Bennett *et al.* 1977; Wharton 1989b; Knipling 1992; Waterhouse 1993; Baranowski *et al.* 1993; Greathead 1975; Minkenberg y van Lenteren 1986; van der Linden 1986; Neuenschwander *et al.* 1987; Pettitt 1984, 1988, 1993; Ovruski *et al.* 2000). El éxito de algunos de éstos esfuerzos ha incrementado la cría de parasitoides (Gilstrap y Hart 1987; Wharton 1989a; Kapatatos *et al.* 1977; Wong *et al.* 1990, 1991, 1992; Sivinski *et al.* 1996; Carey *et al.* 1988; Ramadan *et al.* 1989a, b, 1991, 1992, 1994; Sivinski y Smittle 1990; Wong y Ramadan 1992; Sivinski *et al.* 1994), renovando el interés en buscar especies alternas para usar en control biológico. También existen experiencias combinando la liberación de Opiinae con otros enemigos naturales frecuentemente obtenidos de minadores de hojas (Harding 1965; Lema y Poe 1979; Hendrikse y Zucchi 1979; Hendrikse 1980; Hendrikse *et al.* 1980; Kumar 1984; Woets y van der Linden 1982; Murphy 1984).

Orgilinae Ashmead, 1900

Adaptado de van Achterberg (1997f)

Diagnosis

Los Orgilinae son braconídeos no ciclóstomos, con especies de 4 a 7 mm de longitud; cuerpo delgado; antenas moderadamente largas y ovipositor expuesto; celda 1+2Rs del ala anterior ausente o muy pequeña, de forma triangular; vena 3Rs del ala anterior recta y vena 2cu-a presente; en la mayoría, la carena occipital está presente lateralmente; pequeñas espinas cerca del ápice de la tibia posterior. Figura 29.104.

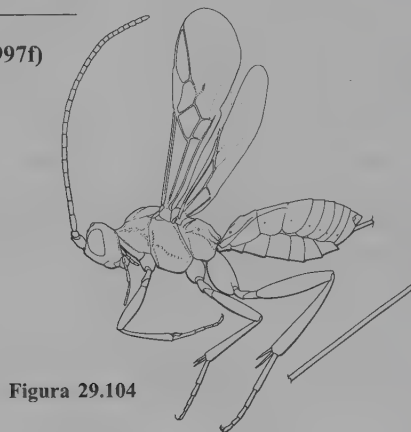


Figura 29.104

Taxonomía

Algunas especies del Neotrópico han sido descritas en van Achterberg (1987), donde se reconocen tres tribus: Antes-trigini, pobremente conocida en el Neotrópico y las tribus ampliamente distribuidas Mimagathidini y Orgilini. Los trabajos más recientes para el Neotrópico son los de Braet y Tignon (1998); Braet y van Achterberg (2003).

Biología

Hasta donde se conoce, todas las especies son endoparasitoides koinobiontes solitarios de larvas de Lepidoptera. El género más grande es *Orgilus* Haliday, con especies que atacan larvas de lepidópteros minadores de hojas. Se conocen hospederos de las familias Coleophoridae, Gelechiidae, Tortricidae, Pyralidae y Oecophoridae.

Importancia económica

Algunas especies de *Orgilus* han sido usadas para control biológico de lepidópteros plaga, como *Orgilus longiceps*

Muesebeck en contra de *Grapholitha molesta* (Busck), *O. gossypii* Muesebeck parasitoide de *Pectinophora gossypiella* (Saunders), *Orgilus obscurator* Nees y *Stantonina carpocapsae* Muesebeck criadas como control de *Carpocapsa pomonellae* (L.).

Rogadinae Förster, 1862

Adaptado de Shaw (1997d)

Diagnosis

Los Rogadinae s. str. se reconocen por ser ciclóstomos. Otras características son: carenas occipital y epicnemial presentes; tibia anterior sin espinas; endoparasitismo y momificación de la larva hospedero, característica que sustenta su probable monofilia (Whitfield 1992). Figura 29.105.

Taxonomía

Aunque los Rogadinae especialmente *Aleiodes* Wesmael y *Rogas* Nees, se encuentran entre las avispas más comunes, existen muy pocos trabajos de revisión de la fauna del Neotrópico. Fortier y Shaw (1999) presentan un estudio cladístico del género *Aleiodes*. Existen revisiones para las especies de *Stiropius* Cameron Whitfield (1990) y de *Aleiodes*. Shaw (1993) revisa las especies de *Cystomastax* Brues en América, tratando *Cystomastax* como subgénero de *Aleiodes*; recientemente, Delfin y Wharton (2000) revisan los géneros *Rogas* y *Aleiodes* en México.

Biología

Los Rogadinae en su mayoría son endoparasitoides koinobiontes de larvas expuestas de macrolepidópteros (Shaw 1983); sin embargo, el grupo *Stiropius* (*Stiropius* Cameron, *Choreborogas* Whitfield y *Polystenidea* Viereck) parasita lyonétidos minadores de hojas y larvas de gracillaridos (Whitfield 1988, 1990). La gran mayoría de las especies de Rogadinae son solitarias, pero se conocen algunas especies gregarias como *Aleiodes stigmator* (Say). Las especies de *Rogas*, para las cuales existen registros de hospedero parasitan Limacodidae, Zygaenidae, Lycaenidae y Riodinidae; sin embargo, se desconoce el hospedero para la mayoría de especies. Las especies de *Aleiodes* parasitan un amplio rango de macrolepidópteros entre los que se destacan las superfamilias:

Noctuoidea, Geometroidea y Sphingoidea como las más usadas (Nielsen 1989; Muesebeck 1960; Shaw 1983). Información adicional de la biología de los Rogadinae es provista por Shaw (1983, 1994); Shaw y Huddleston (1991); Shaw (1993, 1995). El mecanismo de momificación aún no ha sido determinado con precisión, al parecer la larva parasitoide manipula la fisiología del hospedero para inducir una metamorfosis prematura y la producción de cutícula pupal (M. Shaw 1983).

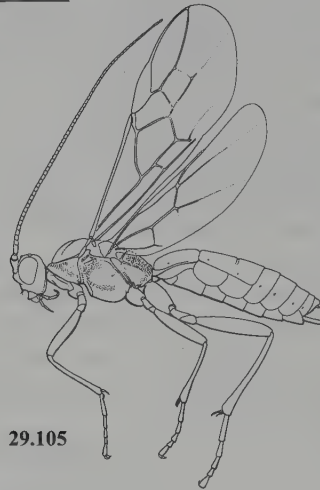


Figura 29.105

Importancia económica

Los Rogadinae probablemente sean muy importantes para el control natural de lepidópteros; sin embargo, no se han hecho muchos estudios para su empleo en el control de plagas en el Neotrópico. *Aleiodes vaughani* (Muesebeck) y *A. laphygmae* (Viereck) están entre las especies actualmente estudiadas como parasitoides de larvas de noctuidos en Centroamérica.

De todos los Braconidae que atacan lepidópteros, los Rogadinae son únicos con el hábito de momificar las orugas hospedero, motivo por el cual pueden reconocerse y debido a que las momias de los hospederos son diagnóstico para muchas especies de Rogadinae, se sugiere que se conserven para su identificación.

Sigalphinae Haliday, 1833

Adaptado de Sharkey (1997h)

Diagnosis

Los Sigalphinae son braconídeos no ciclóstomos. Entre las características diagnósticas sobresalen: ala anterior con vena M+Cu tubular y celda 1+2Rs más larga que ancha; ala posterior con vena Cub presente; pecíolo con un par de carenas longitudinales. Figura 29.106

Biología

Los Sigalphinae son endoparasitoides koinobiontes de larvas de Noctuidae. Cushman (1913) describe los instares larvales atacados por *Sigalphus bicolor* (Cresson). De acuerdo con van Achterberg y Austin (1992) los Sigalphinae podrían ser parasitoides de huevos debido a la condición del metasoma en forma de caparazón contraído. Se conoce la biología de muy pocas especies entre ellas: *Sigalphus bicolor* parasitoide gregario y multivoltino de *Acrionicta clarescens* Guenée la

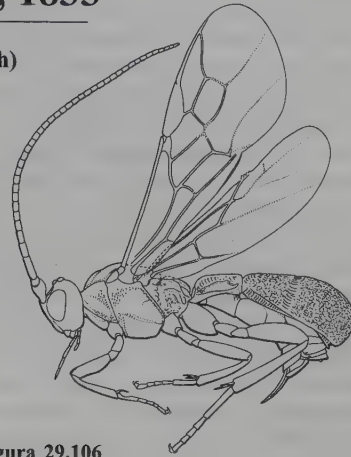


Figura 29.106

cual construye sus capullos dentro del capullo del hospedero (Cushman 1913) y *Sigalphus romeroi* Sharkey de Costa Rica, endoparasitoide solitario de larvas de Noctuidae (Sharkey y Janzen 1995). Recientemente, Sharkey (2004) describe una especie de Norteamérica y discute su distribución. Información adicional sobre la biología de Sigalphinae puede encontrarse en Shaw y Huddleston (1991).

Literatura citada

- Achterberg, C. van. 1975. A revision of the tribe Blacini (Hymenoptera, Braconidae, Helconinae). *Tijdschrift voor Entomologie* 118:159-322.
- Achterberg, C. van. 1976. Revisionary notes on the genus *Coloneura* Foerster with description of a new subgenus *Coloneurella*, from the Netherlands (Hym. Braconidae, Alysiinae). *Entomologische Berichten* 36:186-192.
- Achterberg, C. van. 1979. A revision of the subfamily Zinae (Hymenoptera, Braconidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 122:241-479.
- Achterberg, C. van. 1982. Notes on some type species described by Fabricius of the subfamilies Braconinae, Rogadinae, Microgastrinae and Agathidinae (Hymenoptera: Braconidae). *Entomologische Berichten* 42:133-139.
- Achterberg, C. van. 1983a. Revisionary notes on the genera *Dapsilarthra* auct. and *Mesocrina* Foerster (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae). *Tijdschrift voor Entomologie* 126:1-24.
- Achterberg, C. van. 1983b. Revisionary notes on the subfamily Gnamptodontinae, with description of eleven new species (Hymenoptera, Braconidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 126:25-57.
- Achterberg, C. van. 1984a. Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera). *Entomologisk Tidskrift* 105:41-58.
- Achterberg, C. van. 1984b. Addition to the revision of the genus *Zelee* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomologische Berichten* 44:110-112.
- Achterberg, C. van. 1987. Revisionary notes on the subfamily Orgilinae (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologische Verhandelingen* 242:1-111.
- Achterberg, C. van. 1988a. Parallelism in the Braconidae with special reference to the biology. *Advances in Parasitic Hymenoptera Research* 1988:85-115.
- Achterberg, C. van. 1988b. Revision of the subfamily Blacinae Foerster (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologische Verhandelingen* 249:1-324.
- Achterberg, C. van. 1989. *Pheloura* gen. nov., a neotropical genus with an extremely long pseudo-ovipositor (Hymenoptera: Braconidae). *Entomologische Berichte* 49:105-108.
- Achterberg, C. van. 1992a. Revision of the genera of the subfamily Sigalphinae (Hymenoptera: Braconidae), including a revision of the Australian species *Zoologische Verhandelingen* 280:1-44.
- Achterberg, C. van. 1992b. *Bentonia* gen. nov. (Hymenoptera: Braconidae: Orgilinae) from Brazil *Zoologische Mededelingen* 66:339-344.
- Achterberg, C. van. 1992c. Revision of the genera of the subfamily Microtypinae (Hymenoptera: Braconidae).

- Zoologische Verhandelingen* 66:369-380.
- Achterberg, C. van. 1993. Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae. *Zoologische Verhandelingen* 283:3-189.
- Achterberg, C. van. 1994a. Generic revision of the subfamily Cenocoeliinae Szépligeti (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologische Verhandelingen* 292:1-52.
- Achterberg, C. van. 1994b. Two new genera of the tribe Orgilini Ashmead (Hymenoptera: Braconidae: Orgilinae). *Zoologische Mededelingen* 68:173-190.
- Achterberg, C. van. 1995a. Generic revision of the subfamily Betylobraconinae (Hymenoptera: Braconidae) and other groups with modified fore tarsus. *Zoologische Verhandelingen* 298:1-242.
- Achterberg, C. van. 1995b. *Glyptoblacus* gen. nov. (Hymenoptera: Braconidae: Blacinae) from Honduras. *Zoologische Verhandelingen* 69(23):303-306.
- Achterberg, C. van. 1997a. Subfamily Aphidiinae, pp.118-131, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists, Special publication No. 1, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1997b. Subfamily Betylobraconinae, pp.136-139, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists, Special publication No. 1, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1997c. Subfamily Cenocoeliinae, pp.185-192, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists, Special publication No. 1, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1997d. Subfamily Masoninae, pp.316-320, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special publication No. 1, The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1997e. Subfamily Microtypinae, pp.367-370, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special publication No. 1, The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1997f. Subfamily Orgilinae, pp.397-402, en: Wharton, R., P. Marsh and M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists, Special publication No. 1, Washington D. C.
- Achterberg, C. van. 1998. *Vervoortihelcon*, a new genus of the subfamily Helconinae Foerster (Hymenoptera: Braconidae) from Chile. *Zoologische Mededelingen* 72:401-405.
- Achterberg, C. van. 2001. The first known fossil Masoninae (Hymenoptera: Braconidae) from Miocene Dominican amber. *Zoologische Mededelingen* 75(21):393-396.
- Achterberg, C. van. 2002a. *Apanteles (Choeras) gielisi* sp. nov. (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae) from the Netherlands and the first report of Trichoptera as host of Braconidae. *Zoologische Mededelingen* 76:53-60.
- Achterberg, C. van. 2002b. Revision of the genus *Canalicephalus* Gibson and the recognition of the Acampsohelconinae (Hymenoptera: Braconidae) as extant. *Zoologische Mededelingen* 76:347-370.
- Achterberg, C. van y F. Bin. 1981. Notes on two species of *Dinotrema* Foerster (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) with observations on the hymenopterous parasite-complex of *Spiniphora dorsalis* Becker (Diptera, Phoridae) in dead *Helix* spp. (Mollusca). *Entomologische Berichten* 41:104-112.
- Achterberg C. van y A. D. Austin. 1992. Revision of the genera of the subfamily Sigalphinae (Hymenoptera: Braconidae), including a revision of the Australian species. *Zoologische Verhandelingen* 280:1-44.
- Achterberg, C. van y D. L. Quicke. 1992. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae: a reassessment assessed. *Cladistics* 8:237-264.
- Achterberg, C. van y S. R. Shaw. 2000. Two new species of the genus *Centistina* Enderlein (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae) from Costa Rica. *Zoologische Mededelingen* 74(4):63-73.
- Achterberg, C. van y P. M. Marsh. 2002. Revision of the genus *Psenobolus* Reinhard (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Zoologische Mededelingen* 76(1):1-25.
- Achterberg, C. van, J. J. M. van Alphen, C. Janse y L. E. M. Vet. 1984. Microhabitat location and niche segregation in two sibling species of drosophilid parasitoids: *Asobara tabula* (Nees) and *A. rufescens* (Foerster) (Braconidae; Alysiinae). *Oecologia* 61:182-188.
- Achterberg, C. van, A. M. Penteado-Dias y D. L. J. Quicke. 1997. *Pseudoyelicones* (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) a new genus from Brazil and Costa Rica. *Zoologische Mededelingen* 71(1):1-8.
- Alauzet, C. 1987. Bioecologie de *Eubazus semirugosus*, *Coeloides abdominalis* et *C. sordidator* (Hymenoptera, Braconidae). Parasites de *Pissodes notatus* (Coleoptera: Curculionidae) dans le sud de la France. *Entomophaga* 32:39-47.
- Allen, H. W. 1962. Parasites of the Oriental fruit moth in the eastern United States. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 1265:1-139.
- Allen, A. A. 1982. Observations on the parasitic stage of two *Homolobus* spp. (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society* 15:11.
- Alphen, J. J. M. van y R. A. B. Drijver. 1982. Host selection by *Asobara tabula* Nees (Braconidae: Alysiinae) a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. 1. Host stage selection with *Drosophila melanogaster* as host species. *Netherlands Journal of Zoology* 32(2):215-231.
- Arouca, R. G., A. M. Penteado-Dias y C. van Achterberg. 2004. A new species of *Phaenocarpa* Foerster (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) from Brazil. *Zoologische Mededelingen* 78(5):123-130.
- Ashley, T. R., P. D. Greany y D. L. Chambers. 1977. Adult

- emergence in *Biosteres (Opius) longicaudatus* and *Anastrepha suspensa* in relation to the temperature and moisture concentration of the pupation medium. *Florida Entomologist* 59:391-396.
- Ashmead, W. H. 1900. Classification of the Ichneumon flies or the superfamily Ichneumonoidea. *Proceedings of the United States National Museum* 23:1-220
- Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264, en: Waage, J. y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids, 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London*. Academic Press, London.
- Astudillo, A., H. Vargas y V. Jiménez. 1993. Evaluación de una metodología para cría masiva de *Bracon kirkpatricki* Wilkinson. *Revista Colombiana de Entomología* 19(4):159-165.
- Balduf, W. V. 1963. A distinct type of host-parasite relation among insects. *Annals of the Entomological Society of America* 56:386-391.
- Baranowski, R., H. Glenn y J. Sivinski. 1993. Biological control of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist* 76:245-251.
- Barbalho, S. M. y A. M. Penteado-Dias. 1998. Taxonomic notes on Evaniodini (Hymenoptera: Braconidae), with redescription of *Evaniodes spathiiformis* and description of a new species. *Entomological News* 109(4):269-273.
- Barbalho, S. M. y A. M. Penteado-Dias. 2000. *Platydoryctes*, a new Doryctinae genus from Brazil (Hymenoptera: Braconidae). *Entomological News* 111(1):25-31.
- Barbalho, S. M. y A. M. Penteado-Dias. 2002. A new genus and species of Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) with fused first and second metasomal terga. *Entomological News* 113(3):179-182.
- Barbalho, S. M., A. M. Penteado-Dias y P. M. Marsh. 1999. Description of new genera from Brazil in the tribes Heterospilini and Spathiini with similar wing venation (Hymenoptera: Braconidae, Doryctinae). *Journal of Hymenoptera Research* 8:139-153.
- Barbalho, S., D. Scatolini y A. M. Penteado-Dias. 2004. Redefinition of genus *Tarasco* Marsh (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) and description of two new Brazilian species. *Zootaxa* 411:1-6
- Basibuyuk, H. H., A. P. Rasnitsyn, C. van Achterberg, M. G. Fitton y D. L. J. Quicke. 1999. A new, putatively primitive Cretaceous fossil braconid subfamily from New Jersey amber (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologica Scripta* 28:211-214.
- Beckage, N. E. 1985. Endocrine interactions between endoparasitic insects and their hosts. *Annual Review of Entomology* 30:371-413.
- Beckage, N. E. 1993. Games parasites play: the dynamic roles of proteins and peptides in the relationship between parasite and host, pp. 25-57, en: Beckage, N. E., S. N. Thompson y B. A. Federici (eds.). *Parasites and pathogens of insects. Parasites*. Vol. 1. Academic Press, San Diego.
- Beckage, N. E. y D. B. Gelman. 2004. Wasp parasitoid disruption of host development: Implications for new biologically based strategies for insect control. *Annual Review of Entomology* 49:299-330.
- Beckage, N. E., M. Hongskula, D. Vickerman y F. F. Tan. 2003. Development of the solitary braconid endoparasitoid *Cotesia marginiventris* in the sphingid host *Manduca sexta*. *Journal of Invertebrate Pathology* 83:253-256.
- Beirne, B. P. 1946. Notes on the biology of some hymenopterous parasites of the beech weevil (*Rhynchaenus fagi* L.) (Col.). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 21:7-11.
- Belokobylskij, S. A. 1987. Structure of the male genitalia in the braconid subfamily Doryctinae (Hymenoptera, Braconidae) its evolution and significance in classification of the group. *Morphological Foundations for Insect Phylogeny* 69:209-219 (en ruso).
- Belokobylskij, S. A. 1992. On the classification and phylogeny of the braconid wasps of the subfamilies Doryctinae and Exothecinae (Hymenoptera, Braconidae). Part I. On the classification, 1. *Entomologicheskoe Obozrenie* 71:900-928 (en ruso).
- Belokobylskij, S. A. 1993a. On the classification and phylogeny of the braconid wasp subfamilies Doryctinae and Exothecinae (Hymenoptera: Braconidae). Part I. On the classification. *Entomologicheskoe Obozrenie* 72:143-164 (en ruso).
- Belokobylskij, S. A. 1993b. On the classification and phylogeny of the braconid wasp subfamilies Doryctinae and Exothecinae (Hymenoptera: Braconidae). Part II. On the phylogeny. *Entomologicheskoe Obozrenie* 72:891-914 (en ruso).
- Belokobylskij, S., S. Židvar-Riverón y D. Quicke. 2004. Phylogeny of the genera of the parasitic wasps subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) based on morphological evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142(3):369.
- Belshaw, R. y D. Quicke. 1997. A molecular phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7:281-293.
- Belshaw, R. y D. Quicke. 2002. Robustness of ancestral state estimates: evolution of life history strategy in ichneumonoid parasitoids. *Systematic Biology* 51:450-477.
- Belshaw, R., M. Fitton, E. Herniou, C. Gimeno, D. Quicke, J. Schulte, J. R. Macey, A. Larson y T. J. Papenfuss. 1998. A phylogenetic reconstruction of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Systematic Entomology* 23:109-123.
- Belshaw, R., M. Dowton, D. L. J. Quicke y A. D. Austin. 2000. Estimating ancestral geographical distributions: a Gondwanan origin for aphid parasitoids? *Proceedings of the Real Society of London of Biological Sciences* 267:491-496.
- Belshaw, R., C. Lopez-Vaamonde, N. Degerli y D. L. J. Quicke. 2001. Paraphyletic taxa and taxonomic chaining: evaluating the classification of braconine wasps (Hymenoptera: Braconidae) using 28S, D2-3 rDNA sequences and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:411-424.
- Belshaw, R., A. Grafen y D. Quicke. 2003. Inferring life history

- from ovipositor morphology in parasitoid wasps using phylogenetic regression and discriminant analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139:213-228.
- Bennett, F. D., M. Yaseen, M. N. Beg, y M. J. Sommeijer. 1977. *Anastrepha* spp. investigations on their natural enemies and establishment of *Biosteres longicaudatus* in Trinidad, West Indies. *Commonwealth Institute of Biological Control Technical Bulletin* 18:1-12.
- Berry, P. A. 1947. *Anthonomus vestitus* and its natural enemies in Peru and their importation into the United States. *Journal of Economic Entomology* 40:801-804.
- Berta de Fernández, D. C. 1998. Contribución al conocimiento del género *Cremnops* Foerster, 1862 (Braconidae, Agathidinae) en la region Neotropical. *Acta Zoologica Lilloana* (1):231-288.
- Berta de Fernández, D. C. 2000. Contribucion al conocimiento del género *Earinus* Wesmael, 1837 (Braconidae, Agathidinae) en la region Neotropical. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 24:229-241.
- Berta, D. y M. Colomo. 2000. Dos especies nuevas de *Bracon* F. y primera cita para la Argentina de *Bracon lucileae* Marsh (Hymenoptera, Braconidae), parasitoides de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera, Gelechiidae). *Insecta Mundi* 14(4):211-219.
- Bosch, R. van den y F. H. Haramoto. 1951. *Opius oophilus* Fullaway, an egg-larval parasite of the Oriental fruit fly discovered in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 14:251-255.
- Braet, Y. y M. Tignon. 1998. Revisionary notes on *Bentonia* van Achterberg (Hymenoptera: Braconidae: Orgilinae) with description of two new species. *Zoologische Mededelingen* 72(2):51-58.
- Braet, Y. y C. van Achterberg. 2001a. New species of the genera *Foenomorpha* Szépligeti (Cenocoeliinae) and *Chelonus* Panzer (Cheloninae) (Hymenoptera: Braconidae), from French Guiana and Brazil. *Zoologische Mededelingen* 75(6):103-118.
- Braet, Y. y C. van Achterberg. 2001b. New taxa of the subfamily Doryctinae Foerster (Hymenoptera: Braconidae) from French Guiana and Brazil. *Zoologische Mededelingen* 75(7):119-136.
- Braet, Y. y C. van Achterberg. 2003. *Doryctorgilus* gen. nov. and othe new taxa, with a study of the internal microsculpture of the ovipositor in the subfamily Orgilinae Ashmead (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologische Mededelingen* 77(6):127-152.
- Braet, Y., S. M. Barbalho y C. van Achterberg. 2003. Description of four new genera and nine new species of Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) from French Guyana. *Zoologische Mededelingen* 77(5):1-103.
- Braga, S. M. P., S. M. Barbalho y A. M. Pentead-Dias. 2002. *Glaucia* gen. nov. (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) from Brazil. *Zoologische Mededelingen* 76(1-16):79-82.
- Briceño, R. A. 1999. Registro preliminar y clave de identificación de los géneros de la subfamilia Agathidinae (Hymenoptera: Braconidae) de Venezuela. *Boletín Venezolano de Entomología* 14(1):15-25.
- Briceño, G. R. A. 2003. Taxonomic revision of the genus *Sesioctonus* Viereck (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae). *Journal of Hymenoptera Research* 12(2):238-271.
- Briceño, G. R. A. y M. J. Sharkey. 2000. *Bassus macadamiae* sp.n. (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae), parasitoid of *Ectytoplopha torticornis* and *E. aurantium* (Lepidoptera: Tortricidae) in Macadamia nut crops in central and south America. *Journal of Hymenoptera Research* 9(1):99-103.
- Brothers, D. J. y A. P. Rasnitsyn. 2003. Diversity of Hymenoptera and other insects in the Late Cretaceous (Turonian) deposits at Orapa, Botswana: a preliminary review. *African Entomology* 11(2):221-226.
- Brues, C. 1923. *Termitobracon* a termitophilous braconid from British Guiana. *Zoologica* 3:427-432.
- Buckingham, G. R. y M. J. Sharkey. 1988. Abdominal exocrine glands in Braconidae (Hymenoptera), pp. 199-242, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in parasitic Hymenoptera research*. Brill, Leiden.
- Bueno B. H., A. P. Gutierrez y P. Ruggle. 1993. Parasitism by *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae): preference for pea aphid and blue alfalfa aphid (Homoptera: Aphididae) and competition with *A. smithi*. *Entomophaga* 38:273-288.
- Calvert, D. J. 1973. Experimental host preferences of *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae), including a hypothetical scheme of host selection. *Annals of the Entomological Society of America* 66:28-33.
- Campos, D. F. 2001. Lista de los géneros de avispa parasitoides Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de la Región Neotropical. *Biota Colombiana* 2(3):193-232.
- Campos, D. F. 2004. La familia Braconidae en Colombia, pp. 491-602, en: Fernández, F., G. Amat y G. Andrade (eds.). *Insectos de Colombia vol. III*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Čapek, M. 1970. A new classification of the Braconidae (Hymenoptera) based on the cephalic structures of the final instar larva and biological evidence. *The Canadian Entomologist* 102:846-875.
- Čapek, M. 1971. The classification of the Braconidae (Hymenoptera) from the viewpoint of their biology. *Proceedings of the XIII International Congress of Entomology* 1:120-121.
- Čapek, M. y C. van Achterberg. 1992. A revision of the genus *Microtypus* (Hymenoptera: Braconidae). *Zoologische Mededelingen* 66:323-338.
- Cardona, C. y E. R. Oatman. 1971. Biology of *Apanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae), a primary parasite of the tomato pinworm. *Annals of the Entomological Society of America* 64:996-1007.
- Carey, J. R., T. Wong y M. Ramadan. 1988. Demographic framework for parasitoid mass rearing: Case study of *Biosteres tryoni*, a larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Theoretical Population Biology* 34:279-296.
- Charlet, L. D. 1994. Seasonal abundance and impact of the sunflower stem weevil parasitoid, *Nealolus curculionis* (Hymenoptera; Braconidae), in the northern Great Plains. *Biological Control* 4:26-31.
- Chen, XM. Hua, J. B. Whitfield y J. He. 2003. A Molecular

- phylogeny of the subfamily Rogadinae (Hymenoptera: Braconidae) based on the D2 variable region of 28S ribosomal RNA. *Acta Entomologica Sinica* 46:209-217.
- Chou, L.Y. 1984. The phylogeny of Aphidiidae (Hymenoptera). *Journal of Agricultural Research* 33:437-446.
- Chow, F. J. y D. J. Sullivan. 1984. Developmental stages of *Praon pequodorum* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae), a pea aphid parasitoid. *Annals of the Entomological Society of America* 77:319-322.
- Cirelli, K. R. N. y A. M. Penteadó-Dias. 2003. Análise da riqueza de Braconidae (Hymenoptera) nos remanescentes naturais da área de proteção ambiental de Descalvado, SP. *Revista Brasileira de Entomologia, Curitiba* 47(1):99-105.
- Cirelli, K. R. N., A. M. Penteadó-Dias y M. P. Braga. 2002. New species of *Pseudognaptodon* (Hymenoptera: Braconidae: Gnaptodontinae) from Brazil. *Zoologische Mededelingen, Nova Zelândia* 76(8):85-92.
- Clark, J. A. J. 1965. Six new species of the Suramerican genus *Leurinion* Muesebeck (Hym., Braconidae, Hormiini). *Annals and Magazine of Natural History* 13:645-660.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill, New York and London.
- Clausen, C. P. 1954. The egg-larval host relationship among the parasitic Hymenoptera. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della Facoltà Agraria in Portici* 33:119-133.
- Clausen, C. P. 1978. *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review*. Agriculture Handbook No. 480. United States Government Press, Washington, D. C.
- Cushman, R. A. 1913. Biological notes on a few rare or little known parasitic Hymenoptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 15:153-161.
- Cushman, R. A. 1923. A new subfamily of Braconidae (Hymenoptera) from termite nests. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 25:54-55.
- Dangerfield P. C., J. B. Whitfield, M. J. Sharkey, D. H. Janzen e I. Mercado. 1996. *Hansonia* a new genus of cardiochiline Braconidae (Hymenoptera) from Costa Rica with notes on its biology. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:592-596.
- Dangerfield, P. C., A. Austin y J. Whitfield. 1999. Systematics of the world genera of Cardiochilinae (Hymenoptera: Braconidae). *Invertebrate Taxonomy* 13:917-976.
- Daniel, D. M. 1932. *Macrocentrus ancyliovorus* Rohwer, a polyembryonic braconid parasite of the Oriental fruit moth. *New York State Agricultural Experiment Station Technical Bulletin* 187:1-101.
- Darling, D. C. y M. J. Sharkey. 1990. Order Hymenoptera en: *Insects from the Santana Formation. Bulletin of American Museum of Natural History* 195:123-153.
- Deans, A. R., J. B. Whitfield y D. H. Janzen. 2003. Taxonomy and natural history of the microgastrine genus *Alphomelon* Mason (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research* 12:1-41.
- De Leon, D. 1933. Notes on the biology of *Meteorus hypophloeae* Cushman. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 28:32-37.
- Delfin, H. y F. León B. 1997. Géneros de Braconidae (Hymenoptera) en Yucatán. Algunos elementos para el planteamiento de patrones de riqueza. *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)* 70:65-77.
- Delfin, H. y D. Burgos. 2000. Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. *Acta Zoologica Mexicana (N.S.)* 79: 43-56.
- Delfin, H. y R. A. Wharton. 2000. Historical review of the genera *Aleiodes* and *Rogas* in Mexico, with a redescription of *Aleiodes cameronii* (Hymenoptera: Braconidae). *Pan-Pacific Entomologist* 76(1):58-70.
- Delfin H., D. Chay-Hernández, A. González-Moreno, L. Hernández-Puch y C. Suárez-Castillejos. 2002. New records of Braconidae (Hymenoptera) subfamilies and genera from Mexico and the state of Yucatán. *Transactions of the American Entomological Society* 128(1):99-108.
- De Santis, L. 1967. *Catálogo de los himenópteros argentinos de la serie Parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Provincia de Buenos Aires Gobernación, Comisión de Investigación Científica, La Plata.
- De Santis, L. 1980. *Catálogo de los himenópteros brasileños de la serie parasítica incluyendo Bethyloidea*. Edit. Da Universidade Federal do Paraná.
- De Santis, L. 1982. Tres notas sobre dípteros agromicidos de la Republica Argentina y sus himenópteros parasitoides (Insecta). III. Dos nuevos himenópteros parasitoides de agromicidos argentinos (Braconidae y Pteromalidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41:326-330.
- Ding, D., P. D. Swedenborg y R. L. Jones. 1989. Chemical stimuli in host-seeking behavior of *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 82:232-236.
- Dondale, C. D. 1954. Biology of *Agathis laticinctus* (Cress.) (Hymenoptera: Braconidae) a parasite of the eye-spotted bud moth in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist* 86:40-44.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships *Proceedings National Academy of Science USA* 91: 9911-9915.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 1998. Phylogenetic relationships among the microgastrid wasps (Hymenoptera: Braconidae): combined analysis of 16S and 28S rDNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10(3):354-366.
- Dowton, M., A. D. Austin y M. Antolin. 1998. Evolutionary relationships among the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) inferred from partial 16S rDNA gene sequences. *Insect Molecular Biology* 7:129-150.
- Dowton, M., R. Belshaw, A. D. Austin y D. L. J. Quicke. 2002. Simultaneous molecular and morphological analysis of braconid relationships (Insecta: Hymenoptera: Braconidae) indicates independent mt-tRNA gene inversions within a single wasp family. *Journal of Molecular Evolution* 54:210-226.

- Drea J. J. y R. M. Hendrickson. 1986. Analysis of a successful classical biological control project: The alfalfa blotch leafminer (Diptera: Agromyzidae) in the northeastern United States. *Environmental Entomology* 15:448-455.
- Dudarenko, G. P. 1974. Formation of the abdominal carapaces in braconids (Hymenoptera: Braconidae) and some aspects of the classification of the family. *Entomological Review* 53:80-90.
- Edson, K. M. y S. B. Vinson. 1979. A comparative morphology of the venom apparatus of female braconids (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 111:1013-1024.
- Ent, L. J. van der y S. R. Shaw. 1999. A new species of *Capitonius* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica with rearing records. *Pan-Pacific Entomologist* 75(2):112-120.
- Fallis, A. M. 1942. The life cycle of *Apanteles carpatus* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of the webbing clothes moth *Tineola bisselliella* Hum. *Canadian Journal of Research, Section D (Zoological Science)* 20:13-19.
- Félix, F. y A. Penteado-Dias. 2004. A new species of *Pedinotus* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) from Brazil. *Zootaxa* 602:1-4.
- Finlayson, T. 1990. The systematics and taxonomy of final instar larvae of the family Aphidiidae. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 152:1-74.
- Finney, G. L., S. E. Flanders y H. S. Smith. 1947. Mass culture of *Macrocentrus ancylivorus* and its host, the potato tuber moth. *Hilgardia* 17:437-483.
- Fischer, M. 1969a. Notes on reared Opiinae (Hymenoptera, Braconidae). *Proceedings of the Royal Irish Academy* 67:217-228.
- Fischer, M. 1969b. Die von Dr. H. Buhr gezuechteten Opiinae. *Zeitschrift fuer angewandte Zoologie* 56:65-88.
- Fischer, M. 1969c. Ueber die von Dr. J. T. Nowakowski aus Agromyzidae und Ephydriidae gezuechteten Opiinae (Hymenoptera, Braconidae). *Poliskie Pismo Entomologiczne* 39:369-380.
- Fischer, M. 1971. *Hym. Braconidae world Opiinae. Index of entomophagous e insects*. Le François, Paris.
- Fischer, M. 1972. Hymenoptera Braconidae (Opiinae I). *Das Tierreich* 91:1-620.
- Fischer, M. 1974a. *Aspilota*-Arten, geozenaus Phoriden (Hymenoptera: Braconidae, Alysiinae). *Bolettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo Silvestri» di portici* 31:253-257.
- Fischer, M. 1974b. Die nearktischen *Phaenocarpa*-Arten. Revision der Gruppe B (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae). *Poliskie Pismo Entomologiczne* 44:103-230.
- Fischer, M. 1975a. Taxonomische Untersuchungen an Neotropischen Alysiini, besonders solchen aus dem British Museum (Natural History) in London (Hymenoptera: Braconidae, Alysiinae). *Studia Entomologica* 18:127-152.
- Fischer, M. 1975b. Die nearktischen *Phaenocarpa*-Arten. Revision der Gruppe A (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae). *Poliskie Pismo Entomologiczne* 45:279-356.
- Fischer, M. 1977. Hymenoptera Braconidae (Opiinae II-Amerika) *Das Tierreich* 96:1-1001.
- Fischer, M. 1978. Uebersicht Ueber die Neotropischen Arten der Untergattung *Opius* Wesmael s. str. Mit Beschreibung von acht neuen Spezies und weitere Angaben ueber amerikanische Opiinen (Hymenoptera: Braconidae). *Bolletino dell'Istituto di Entomologia Agraria* 10:137-168.
- Fischer, M. 1979a. Neotropische Opiinae: Neue Arten der Gattungen *Euopius* Fischer und *Opius* Wesmael (Hymenoptera, Braconidae). *Annalen des Naturhistorischen Museum Wien* 82:479-516.
- Fischer, M. 1979b. *Über* Kenntnis der Artenvielfalt bei den Opiinen-Wespen in der neotropischen Region (Hymenoptera, Braconidae, Opiinae). *Poliskie Pismo Entomologiczne* 49:227-297.
- Fischer, M. 1980a. Neue Forschungsergebnisse in der Taxonomie neotropischer Opiinae (Hymenoptera, Braconidae). *Poliskie Pismo Entomologiczne* 50:215-269.
- Fischer, M. 1980b. *Über* Synonymie von Opiinae, eine Neubeschreibung, Redeskriptionen und Ergaenzungen von Beschreibungen (Hymenoptera, Braconidae). *Instituto di Entomologia Agraria dell'Universita degli Studi ed Osservatorio Regionale per le Malattie delle Piante Palermo* 10:227-250.
- Fischer, M. 1983a. Neue Opiinae der Gattungen *Biosteres* Foerster, *Aspilodemon* Fischer und *Opius* Wesmael aus der neotropischen Region (Hymenoptera, Braconidae). *Sitzungsberichte der Oesterreich Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaft Klasse I* 192:59-93.
- Fischer, M. 1983b. Neubeschreibungen von neotropischen Opiinae aus den Gattungen *Desmiostoma*, *Bracanastrepha* und *Opius* (Hymenoptera, Braconidae). *Entomologische Abhandlungen und Berichte aus dem Staatlichen Museum fuer Tierkunde in Dresden* 47: 65-94.
- Fischer, M. 1984. Deskriptionen und Redescriptionen von Opiinae (Hymenoptera, Braconidae) aus der palaarktischen Region. *Annalen des Naturhistorischen Museum Wein* 86:85-131.
- Fischer, M. 1986. Neue Bestimmungsschlüssel fuer palaarktische Opiinae, neue Subgenera, Redeskriptionen und eine neue Art (Hymenoptera, Braconidae). *Annalen des Naturhistorischen Museum Wein* 88/89:607-662.
- Fischer, M. 1987. Hymenoptera Braconidae Opiinae III-athiopische, orientalische, australische und ozeanische Region. *Das Tierreich* 104:1-734
- Foerster, A. 1862. Synopsis der Familien und Gattungen der Braconen. *Naturhistorische Verein der Rheinlande Verhandelingen* 19:225-288.
- Fortier, J. C. y S. R. Shaw. 1999. Cladistics of the *Aleiodes* lineage of the subfamily Rogadinae (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research* 8(2): 204-237.
- Fuchs, T. W., F. R. Huffman y J. W. Smith. 1979. Introduction and establishment of *Apanteles flavipes* (Hym.: Braconidae) on *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Pyralidae) in Texas. *Entomophaga* 24:109-114.

- Fynlayson, T. 1990. The systematics and taxonomy of final instar larvae of the family Aphidiidae (Hymenoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 152:1-74.
- Gahan, A. B. 1915. A revision of the North American ichneumon-flies of the subfamily Opiinae. *Proceedings of the United States National Museum* 49:63-95.
- Gaston, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5:283-296.
- Gauld, I. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford.
- Gauld, I. y S. Shaw. 1995. The Ichneumonoid families, pp.389-463, en: Hanson P. e I. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Gibson, L. P. 1972. *Urosigalphus* of Mexico and Central America (Hymenoptera: Braconidae). *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 8:135-157.
- Gibson, L. P. 1974. South American *Urosigalphus* (Hymenoptera: Braconidae). *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 9:201-226.
- Gilstrap, F. E. y W. G. Hart. 1987. Biological control of the Mediterranean fruit fly in the United States and Central America. *United States Department of Agriculture ARS* 56:1-64.
- Gimeno, C., R. Belshaw y D. Quicke. 1997. Phylogenetic relationships of the Alysiinae/Opiinae (Hymenoptera: Braconidae) and the utility of cytochrome b, 16S and 28S D2 rRNA. *Insect Molecular Biology* 6:273-284.
- Godfray, H. C. 1994. *Parasitoids behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Greany, P. D., T. R. Ashley, R. M. Baranowski y D. L. Chambers. 1976. Rearing and life history studies on *Biosteres (Opus) longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomophaga* 21:207-215.
- Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers y G. M. Boush. 1977. Chemically-mediated host finding by *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *Journal of Chemical Ecology* 3:189-195.
- Greathead, D. J. 1975. Biological control of the beanfly, *Ophiomyia phaseoli* (Diptera: Agromyzidae) by *Opus* spp. (Hymenoptera: Braconidae) in the Hawaiian Islands. *Entomophaga* 20:313-316.
- Griffiths, G. C. 1964. The Alysiinae (Hymenoptera: Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). I. General questions of taxonomy, biology and evolution. *Beitrage zur Entomologie* 14:823-914.
- Griffiths, G. C. 1966a. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). II. The parasites of *Agromyza* Fallen. *Beitrage zur Entomologie* 15:551-605.
- Griffiths, G. C. 1966b. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). III. The parasites of *Paraphytophaga* Enderlein, *Phytomyza* Hendel and *Phytomyza* Fallen. *Beitrage zur Entomologie* 16:775-951.
- Griffiths, G. C. 1967. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). IV: The parasites of *Hexomyza* Enderlein, *Melanagromyza* Hendel, *Opiomyia* Braschnikov and *Napomyza* Westwood. *Beitrage zur Entomologie* 17:653-696.
- Griffiths, G. C. 1968a. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). V. The parasites of *Liriomyza* Mik and certain small genera of Phytomyzinae. *Beitrage zur Entomologie* 18:5-62.
- Griffiths, G. C. 1968b. The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). VI. The parasites of *Cerodontha* Rondani. *Beitrage zur Entomologie* 18:63-152.
- Haeselbarth, E. 1962. Zur Biologie, Entwicklungsgeschichte und Oekologie von *Brachistes atricornis* Ratz. (Hym., Brac.) als eines parasiten von *Pissodes piceae* (Ill.) (Coleoptera, Curculionidae). *Zeitschrift fuer angewandte Entomologie* 49:233-289.
- Haeselbarth, E y C. Loan. 1983. *Townesilitus* a new genus for a species group in *Microctonus* (Hymenoptera: Braconidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 20:384-387.
- Haliday, A. H. 1833. An essay on the classification of the parasitic Hymenoptera of Britain, which correspond with the *Ichneumones minuti* of Linnaeus. *Entomological Magazine* 1:259-276.
- Harding, J. A. 1965. Parasitism of the leaf miner *Liriomyza munda* in the winter garden area of Texas. *Journal of Economic Entomology* 58:442-443.
- Hawkins, B. A., M. R. Shaw y R. R. Askew. 1992. Relations among assemblage size, host specialization and climate variability in North American parasitoid communities. *American Naturalist* 139:58-79.
- Hendrikse, A. 1980. A method of mass rearing two braconid parasites *Dacnusa sibirica* Telenga and *Opius pallipes* Wesmael (Hymenoptera: Braconidae) in the control of the tomato leafminer *Lyriomyza bryoniae*. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 45: 563-571.
- Hendrikse, A. y R. Zucchi. 1979. The importance of observing parasite behavior for the development of biological control of the tomato leafminer. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 44:107-116.
- Hernández-Ortiz, V., R. Pérez-Alonso y R. A. Wharton. 1994. Native parasitoids associated with the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Entomophaga* 39:171-178.
- Hoballah, M., T. Degen, D. Bergvinson, A. Savidan, C. Tamo y C. Turlings 2004. Occurrence and direct control potential of parasitoids and predators of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on maize in the subtropical lowlands of Mexico. *Agricultural and Forest Entomology* 6(1):83-88.
- Hofsvang, T. y E. Hagvar. 1986. Oviposition behaviour of *Ephedrus cerasicola* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitizing different instars of its aphid host. *Entomophaga* 31:261-267.
- Hummelen, P. J. 1974. Relationships between two rice borers in Surinam, *Rupela albinella* (Cr.) and *Diatraea*

- saccharalis* (F.), and their hymenopterous larval parasites. *Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen* 74(1):1-88.
- Infante, F., P. Hanson y R. Wharton. 1995. Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species. *Annals of the Entomological Society of America* 88:406-415.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1988. Opinion 1510. *Microgaster* Latreille, 1804 (Insecta, Hymenoptera): *Microgaster australis* Thomson 1895 designated as the type species. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 45:239-240.
- Janzen, D. H., M. J. Sharkey y J. M. Burns. 1998. Parasitization biology of a new species of Braconidae (Hymenoptera) feeding on larvae of Costa Rican dry forest skippers (Lepidoptera: Hesperidae: Pyrginae). *Tropical Lepidoptera* 9 (2):33-41.
- Janzen, D. H., A. K. Walker, J. B. Whitfield, G. Delvare e I. D. Gauld. 2003. Host-specificity and hyperparasitoids of three new species of Costa Rican *Microplitis* (Braconidae: Microgasterinae), parasitoids of sphingid caterpillars. *Journal of Hymenoptera Research* 12:42-76.
- Kambhampati, S., W. Völkl y M. Mackauer. 2000. Relationships among genera of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) based on DNA sequence of the mitochondrial sequence 16S rRNA gene. *Systematic Entomology* 25:437-445.
- Kapatos, E., B. S. Fletcher, S. Pappas y Y. Laudeho. 1977. The release of *Opius concolor* and *O. concolor* var. *siculus* (Hym.: Braconidae) against the spring generation of *Dacus oleae* (Diptera: Trypetidae) on Corfu. *Entomophaga* 22:265-270.
- Kato, M. 1994. Structure, organization and response of a species rich parasitoid community to host leafminer population dynamics. *Oecologia* 97:17-25.
- Knipling, E. F. 1992. Principles of insect parasitism analyzed from new perspectives: practical implications for regulating insect populations by biological means. *United States Department of Agriculture Handbook* 693:1-337.
- Kumar, A. 1984. Incidence of pupal parasitism on *Chromatomyia horticola* (Gour.) (Diptera: Agromyzidae) in some parts of Uttar Pradesh. *Annals of Entomology* 2:37-44.
- La Salle, J. e I. D. Gauld. 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* 74:315-334.
- La Salle, J. e I. D. Gauld (eds.). 1993. *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International.
- Labougle, J. M. 1980. *Análisis sobre la sistemática de la familia Braconidae y su situación actual en México*. Tesis de licenciatura Universidad Autónoma de México.
- Laing, J. E. y J. M. Heraty. 1981. Establishment in Canada of the parasite *Apanteles pedias* Nixon on the spotted tentiform leafminer, *Phyllonorycter blancardella* (Fabr.). *Environmental Entomology* 10:933-935.
- Lawrence, P. O. 1986a. Host-parasite hormonal interactions: an overview. *Journal of Insect Physiology* 32:295-298.
- Lawrence, P. O. 1986b. The role of 20-hydroxyecdysone in the moulting of *Biosteres longicaudatus*, a parasite of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa*. *Journal of Insect Physiology* 32:329-337.
- Lawrence, P. O. 1988. Superparasitism of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) by *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae): implications for host regulation. *Annals of the Entomological Society of America* 81:233-239.
- Lawrence, P. O. 1990. Serosal cells of *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae): ultrastructure and release of polypeptides. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 13:199-216.
- Lawrence, P. O. y D. Akin. 1990. Virus-like particles from the poison glands of the parasitic wasp, *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Journal of Zoology* 68:539-546.
- Lawrence, P. O., R. M. Baranowski y P. D. Greany. 1976. Effect of host age on development of *Biosteres* (= *Opius*) *longicaudatus*, a parasitoid of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Florida Entomologist* 59:33-39.
- Lawrence, P. O., F. C. Baker, L. W. Tsai y C. A. Miller, D. A. Schooley y L. G. Geddes. 1990. J. H. III levels in larvae and pupae of *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) and in larvae of the parasitic wasp *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 13: 53-62.
- Le, N., T. Asgari, S. Amaya, F. F. Tan y N. E. Beckage. 2003. Persistence and expression of *Cotesia congregata* polydnavirus in host larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Journal of Insect Physiology* 49:533-543.
- Leathers, J. y M. J. Sharkey. 2003. Taxonomy and life history of Costa Rican *Alabagrus* (Hymenoptera: Braconidae), with a key to world species. *Contributions in Science* 497:1-78.
- Legner, E. F. 1978. Calliphoridae, Musidae, pp. 335-338, 345-355, en: Clausen, C. P. (ed.). *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review*. Agriculture Handbook No. 480. United States Department of Agriculture.
- Legner, E. F. 1995. Biological control of Diptera of medical and veterinary importance. *Journal of Vector Ecology* 20:59-120.
- Leluk, J. y D. Jones. 1989. *Chelonus* sp. near *curvimaculatus* venom proteins: analysis of their potential role and processing during development of host *Trichoplusia ni*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 10:1-12.
- Lema, K. y S. Poe. 1979. Age specific mortality of *Liriomyza sativae* due to *Chrysotomomyia formosa* and parasitization by *Opius dimidiatus* and *Chrysotomomyia formosa*. *Environmental Entomology* 8:935-937.
- León, M. G. y A. Erazo. 1993. Ciclo de vida y hábitos de *Bracon kirkpatricki* Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae). *Revista Colombiana de Entomología* 19(4):113-118.
- Lewis, C. N. y J. B. Whitfield. 1999. Braconid wasp (Hymenoptera: Braconidae) diversity in forest plots under different silvicultural methods. *Environmental*

- Entomology* 28:986-997.
- Lewis, F. B. 1960. Factors affecting assessment of parasitization by *Apanteles fumiferanae* Viereck and *Glypta fumiferanae* (Viereck.) on spruce budworm larvae. *The Canadian Entomologist* 92:881-891.
- Linden, A. van der 1986. Addition of the exotic leafminer parasites *Chrysocharis parksi* and *Opius dimidiatus* to the native Dutch parasite complex on tomato. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 51: 1009-1016.
- Liu, S., R. Morton y R. Hughes. 1984. Oviposition preferences of a hymenopterous parasite for certain instars of its aphid host. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 35:249-254.
- Loan, C. C. y D. C. Lloyd. 1974. Description and field biology of *Microctonus hyperodae* n.sp. (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae) a parasite of *Hyperodes bonariensis* in South America (Coleoptera: Curculionidae). *Entomophaga* 19(1):7-12.
- López, M. V. 1997. *Bracónidos asociados a cultivos en Chapingo, México*. Tesis de licenciatura UACH.
- López-Martínez, V., J. Figueroa de la Rosa y J. Romero. 2003. Registro de un nuevo huésped para *Stenocorse bruchivora* (Crawford) (Hymenoptera: Braconidae) con notas de su distribución en México. *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)* 89:287-289.
- Mackauer, M. 1961. Die Gattungen der Familie Aphidiidae und ihre verwandtschaftliche Zuordnung Hymenoptera: (Ichneumonoidea). *Beitrage Entomologie* 11:792-803.
- Mackauer, M. 1968. Pars 3. Aphidiidae, pp.1-103, en: Ferrière Ch. y Vecht J. van der (eds.). *Hymenopterorum Catalogus (nova editio)*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Mackauer, M. y P. Stary. 1967. *Hymenoptera Ichneumonoidea. World Aphidiidae. Index of Entomophagous Insects*. Le Francois, Paris.
- Maetô, K. 1990. Phylogenetic relationships and host associations of the subfamily Meteorinae Cresson (Hymenoptera: Braconidae). *Japanese Journal of Entomology* 58:383-396.
- Mao, Y. T. 1945. Synopsis of the Mexican species of *Cardiochiles* Nees (Hymenoptera: Braconidae) *Pan-Pacific Entomologist* 21:125-134.
- Marchiori, C. y A. M. Penteado-Dias 2002. Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). Collected in a native forest area in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Neotropical Entomology* 31(4):647-649.
- Marchiori, C., L. Pereira, F. Silva, M. Otacilio, L. Ribeiro, C. Silva y V. Borges. 2003. Parasitoids of flies collected on human faeces in Itumbiara County, Goiás State, Brazil. *Biotemas* 16(1):121-128.
- Mardulyn, P. y J. B. Whitfield. 1999. Phylogenetic signal in the COI, 16S, and 28S genes for inferring relationships among genera of Microgastrinae (Hymenoptera; Braconidae): evidence of a high diversification rate in this group of parasitoids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3):282-294.
- Marsh, P. M. 1964. The genus *Chrysopophthorus* Goidanich (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 96:1005-1017.
- Marsh, P. M. 1969. Muesebeckiini, a new tribe of Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71:263-278.
- Marsh, P. M. 1978. The braconid parasites (Hymenoptera) of *Heliothis* species (Lepidoptera: Noctuidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 80:15-36.
- Marsh, P. M. 1979a. Family Braconidae, pp. 144-295, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Marsh, P. M. 1979b. Family Aphidiidae, pp. 295-313, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Marsh, P. M. 1982a. Descriptions of two new species of *Heterospilus* (Hymenoptera: Braconidae). *Boletín de Entomología Venezolana* 2:57-60.
- Marsh, P. M. 1982b. Two new species of *Heterospilus* (Hymenoptera: Braconidae) from Mexico being introduced against the cotton boll weevil, *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 84:849-854.
- Marsh, P. M. 1983a. A taxonomic study of the south American genus *Megaloproctus* Schulz (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Contributions of the American Entomological Institute* 20:363-380.
- Marsh, P. M. 1983b. *Bohartiellus*, a new genus of Doryctinae from South America (Hymenoptera: Braconidae). *Pan-Pacific Entomologist* 59:138-151.
- Marsh, P. M. 1984. A new species of Braconidae (Hymenoptera) from Mexico introduced into Texas to control a sugar cane borer, *Eoreuma loftini* (Lepidoptera: Pyralidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 86:861-863.
- Marsh, P. M. 1988. Revision of the tribe Odontobaraconini in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Systematic Entomology* 13:443-464.
- Marsh, P. M. 1989. Notes on Braconidae (Hymenoptera) associated with jojoba (*Simmondsia chinensis*) and descriptions of new species. *Pan-Pacific Entomologist* 65:58-67.
- Marsh, P. M. 1991. Description of a phytophagous Doryctine braconid from Brasil (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 91:92-95.
- Marsh, P. M. 1993. Descriptions of new Western Hemisphere genera of the subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 28(1):1-58.
- Marsh, P. M. 1997. Subfamily Doryctinae, pp. 206-233, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists.
- Marsh, P. M. 2002. The Doryctinae of Costa Rica (Excluding the

- genus *Heterospilus*). *Memoirs of the American Entomological Institute* 70:1-319.
- Marsh, P. M. y G. Melo. 1999. Biology and systematics of New World *Heterospilus* (Hymenoptera: Braconidae) attacking Pemphredoninae (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Hymenoptera Research* 8(1):13-22.
- Marsh, P. M., S. R. Shaw y R. A. Wharton. 1987. An identification manual to the North American genera of the family Braconidae (Hymenoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 13:1-98.
- Marsh, P. M., M. de Macêdo y M. Pimental. 2000. Descriptions and biological notes on two new phytophagous species of the genus *Allorhogas* from Brasil (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *Journal of Hymenoptera Research* 9(2):292-297.
- Marshall, T. A. 1885. Monograph of British Braconidae. Part I. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 1885:1-280.
- Mason, W. R. M. 1957. A new genus and species of Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 89:355-357.
- Mason, W. R. M. 1973. Recognition of *Zemites* (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75:213-215.
- Mason, W. R. M. 1974. A generic synopsis of Brachistini (Hymenoptera: Braconidae) and recognition of the name *Charmon* Haliday. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 76:235-246.
- Mason, W. R. M. 1976. A revision of *Dyscoletes* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 108:855-858.
- Mason, W. R. M. 1977. The identity of *Macrocentrus uniformis* Provancher (Cresson), description of a sibling species and a possible grooming organ (Hym.: Braconidae). *Naturaliste Canadienne* 103:513-515.
- Mason, W. R. M. 1978. A new genus, species and family of Hymenoptera (Ichneumonoidea) from Chile. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 80(4):606-610.
- Mason, W. R. M. 1979. A new genus and species of Orgilini (Hymenoptera: Braconidae) from New Guinea. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 81(4):640-644.
- Mason, W. R. M. 1981. The polyphyletic nature of *Apanteles* Foerster (Hymenoptera: Braconidae). A phylogeny and reclassification of Microgastrinae. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 115:1-147.
- Mason, W. R. M. 1987. Discovery of female, *Apozyx* (Hymenoptera: Apozygidae) and comments on its taxonomic position. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89(2):226-229.
- Mason, W. R. M. 1991. A new genus of exodont Ichneutinae (Hymenoptera: Braconidae). *Insecta Mundi* 5:95-99.
- Matthews, R. W. 1968. Nesting biology of the social wasp *Microstigmus comes* (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). *Psyche* 75:23-45.
- Matthews, R. W. 1974. Biology of Braconidae. *Annual Review of Entomology* 19:15-32.
- Matthews, R. W. y P. M. Marsh. 1969. On the status of Cresson's *Stenophasmus* species from Cuba (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71:94-98.
- Matthews, R. W. y P. M. Marsh. 1973. *Nothiospathius*, a new Neotropical genus (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Washington Academy of Sciences* 63:73-75.
- Medina, C., C. Díaz, J. E. Luque y A. Siabbato. 1988. Ciclo de vida y descripción de *Chelonus insularis* Cresson. (Hymenoptera: Braconidae) parásito de *Spodoptera* spp. *Revista Colombiana de Entomología* 14(1):13-21.
- Mercado, I. y R. Wharton. 2000. *Toxoneuron* (Hymenoptera: Braconidae): Designation of a neotype for its type species, *T. viator*, and discovery of a possible senior synonym of its best known species, *T. nigriceps*. *Annals of the Entomological Society of America* 93(2):208-219.
- Mercado I. y R. A. Wharton. 2003. Mexican cardiochiline genera (Hymenoptera: Braconidae), including a preliminary assessment of species-groups in *Toxoneuron* Say and *Retusigaster* Dangerfield, Austin y Whitfield. *Journal of Natural History* 37(7):845-902.
- Minkenberg, O. P. y C. van Lenteren. 1986. The leafminers *Liriomyza bryoniae* and *L. trifolii* (Diptera, Agromyzidae), their parasites and host plants: a review. *Agricultural University Wageningen Papers* 86(2):1-50.
- Molina-Ochoa, J., J. Carpenter, E. Heinrichs, J. Foster y E. John. 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean basin: an inventory. *Florida Entomologist* 86(3):254-289.
- Mongui, H. B., J. E. Luque Z., y J. Escobar. 1986. Biología de *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitoide de *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) en crisantemos de la sabana de Bogotá. *Revista Colombiana de Entomología* 12(1):46-53.
- Muesebeck, C. F. W. 1923. A revision of the North American species of ichneumon-flies belonging to the genus *Meteorus* Haliday. *Proceedings of the United States National Museum* 63:1-44.
- Muesebeck, C. F. W. 1932. Revision of the Nearctic ichneumon-flies belonging to the genus *Macrocentrus*. *Proceedings of the United States National Museum* 80(2923):1-55.
- Muesebeck, C. F. W. 1937. A new West Indian species of *Mirax* Haliday parasitic on the coffee leaf-miner (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 39(6):139-141.
- Muesebeck, C. F. W. 1956. On *Opius ferrugineus* Gahan and two closely similar new species. *Entomological News* 67:99-102.
- Muesebeck, C. F. W. 1958. New neotropical wasps of the family Braconidae (Hymenoptera) in the U. S. National Museum. *Proceedings of the United States National Museum* 107:405-461.
- Muesebeck, C. F. W. 1960. New reared Neotropical species of *Rogas* Nees (Hymenoptera: Braconidae). *Entomological News* 71:257-261.
- Muesebeck, C. F. W., K. V. Krombein y H. K. Townes. 1951. (eds.). *Hymenoptera of America north of Mexico*,

- synoptic catalog*. United States Department of Agriculture, Agriculture Monograph.
- Murphy, S. T. 1984. *Final report on surveys in the Neotropical/Nearctic Region for natural enemies of Liriomyza trifolii and L. sativae (Diptera: Agromyzidae)*. FAO/CIBC contract No. TCP/SEN/2202-1 AGOA. Commonwealth Institute of Biological Control West Indian Station, Curepe, Trinidad.
- Needham, J. G. 1955. Notes on a leaf-rolling caterpillar and some of its associates. *Ecology* 36:346-352.
- Nees, von Esenbeck, C. G. D. 1818. Genera et familias Ichneumonidum adscitorum exhibens. *Nova Acta Physico Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curoorum* 9:229-310.
- Neuenschwander, P. S., E. Murphy y E. V. Coly. 1987. Introduction of exotic parasitic wasps for the control of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Senegal. *Tropical Pest Management* 33:290-297.
- Nickels, C. B., W. C. Pierce y C. C. Pinkney. 1950. Parasites of the pecan nut casebearer in Texas. *Technical Bulletin, United States Department of Agriculture* 1011:1-21.
- Nixon, G. E. J. 1965. A reclassification of the tribe Microgastrini (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology Supplement* 2: 1-284.
- Nixon, G. E. J. 1968. A revision of the genus *Microgaster* Latreille (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 22:33-72.
- Oatman, E., G. Platner y P. Greany. 1969. The biology of *Orgilus lepidus* (Hymenoptera: Braconidae), a primary parasite of the potato tuberworm. *Annals of the Entomological Society of America* 62:1407-1414
- Obrtel, R. 1960. Premature stages of *Triaspis caudatus* (Nees) (Hymenoptera: Braconidae). *Folia Zoologica* 9:35-38.
- Odebiyi, J. y E. R. Oatman. 1972. Biology of *Agathis gibbosa* (Hymenoptera: Braconidae), a primary parasite of the potato tuberworm. *Annals of the Entomological Society of America* 65:1104-1114.
- Odebiyi, J. y E. R. Oatman. 1977. Biology of *Agathis unicolor* (Schroetky) and *Agathis gibbosa* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), primary parasites of the potato tuberworm. *Hilgardia* 45:123-151.
- ODonell, D. J. 1989. A morphological and taxonomic study of first instar larvae of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Systematic Entomology* 14:197-219.
- Ortegón, J., N. Torres, J. E. Luque y A. Siabbato. 1988. Estudio sobre hábitos, progenie y evaluación preliminar de *Meteorus laphyginae* Viereck parásito de *Spodoptera* spp. *Revista Colombiana de Entomología* 14(1):7-12.
- Ovruski, S. M. y R. A. Wharton. 1996. The identity of *Doryctobracon tucumanus* (Blanchard) (Hymenoptera Braconidae: Opiinae). *Proceedings of Entomological Society of Washington* 98:162-163.
- Ovruski, S., M. Aluja, J. Sivinski y R. Wharton. 2000. Hymenopteran parasitoids on fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: Diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *Integrated Pest Management Reviews* 5:81-107.
- Papp, J. 1965. A monograph of the genus *Aridelus* Marsh. (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Zoologica Hungaricae* 11:181-201.
- Papp, J. 1969. A synopsis of the *Phaenocarpa* Foerster species of the Neotropical Region (Hym., Braconidae: Alysiniinae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 15:379-389.
- Papp, J. 1986. First survey of the *Glabromicroplitis* Papp species of the Holarctic Region, with taxonomical remarks of three *Microgaster* Latreille species (Hymenoptera, Braconidae: Microgastrinae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 78: 249-253.
- Papp, J. 1993. New braconid wasps (Hymenoptera, Braconidae) in the Hungarian Natural History Museum. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 85: 155-180.
- Papp, J. 1995. New diospilina taxa from the Neotropical region (Hymenoptera, Braconidae, Helconinae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 41: 103-114.
- Parker, H. L. 1931. *Macrocentrus gifuensis* Ashmead, a polyembryonic braconid parasite in the European corn borer. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 230:1-62.
- Parnell, J. R. 1964. The parasite complex of the two seed beetles *Bruchidius ater* (Marsham) (Coleoptera: Bruchidae) and *Apion fuscirostre* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 116:73-88.
- Pemberton, C. E. y H. F. Willard. 1918a. Interrelations of fruit-fly parasites in Hawaii. *Journal of Agricultural Research* 12:285-303.
- Pemberton, C. E. y H. F. Willard. 1918b. A contribution to the biology of fruit-fly parasites in Hawaii. *Journal of Agricultural Research* 15:419-466.
- Penagos, D. I., R. Magallanes, J. Valle, J. Cisneros, A. Martinez, D. Goulson, J. Chapman, P. Caballero, R. Cave y T. Williams. 2003. Effect of weeds on insect pests of maize and their natural enemies in southern Mexico. *International Journal of Pest Management* 49(2):155-161.
- Pennachio, F., N. Digilio, E. Trembaly y A. Tranfaglia. 1994. Host recognition and acceptance behaviour in two aphid parasitoid species: *Aphidius ervi* and *Aphidius microlophii* (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of Entomological Research* 84:57-64.
- Penteado-Dias, A. M. 1996. New Neotropical species of the genus *Meteoridea* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae: Meteorideinae). *Zoologische Mededelingen* 70(12):197-205.
- Penteado-Dias, A. y M. Yamada. 2003. New distribution record and redescription of *Blacozona psychora* van Achterberg, 1976 (Hymenoptera: Braconidae: Blacinae). *Zoologische Mededelingen* 77(15-36):551-555.
- Petitt, F. L. 1984. Oviposition behavior of *Opius dissitus* and its use for management of *Liriomyza sativae* on greenhouse tomatoes, pp. 81-86, en: Poe, S. L. (ed.). *Proceedings of the Fourth Annual Industry Conference on Leafminer*. Society of American Florists,

- Alexandria, Virginia.
- Pettitt, F. L. 1988. *Temperature-dependent development and influence of larval instars of Liriomyza sativae Blanchard on parasitization by Opius dissitus Muesebeck*. Tesis de Doctorado, Universidad de Florida, Gainesville, Florida.
- Pettitt, F. L. 1993. Biological control in the integrated pest management programs at The Land, Epcot Center. *Bulletin IOBC/WPRS* 16:129-132.
- Poinar, G. Jr. y J. C. Miller. 2002. First fossil record of endoparasitism of adult ants (Formicidae: Hymenoptera) by Braconidae (Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 95(1):4.
- Powell, W. 1991. Tritrophic influences on aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Redia* 74:129-133.
- Powell, W. y A. F. Wright. 1988. The abilities of the aphid parasitoids *Aphidius ervi* Haliday *A. rhopalosiphii* De Stephani Perez (Hymenoptera: Braconidae) to transfer between different known host species and the implications for the use of alternative hosts in pests control strategies. *Bulletin of Entomological Research* 78:683-693.
- Prokopy, R. J. y R. P. Webster. 1978. Oviposition-detering pheromone of *Rhagoletis pomonella*; a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *Journal of Chemical Ecology* 4:481-494.
- Quicke, D. L. J. 1988a. Reclassification of some Neotropical Braconinae (Hym., Braconidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 124:195-199.
- Quicke, D. L. J. 1988b. A new genus and species of Braconinae (Hymenoptera: Braconidae) parasitic on *Diatrea* sp. (Lepidoptera: Pyralidae) from Ecuador. *Bulletin of Entomological Research* 78:15-18.
- Quicke, D. L. J. 1988c. The higher classification, zoogeography and biology of the Braconinae, pp. 117-138, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in parasitic Hymenoptera research*. E. J. Brill Publishing Co., Amsterdam.
- Quicke, D. L. J. 1988d. *Digonogastra*: the correct name for Nearctic *Iphiaulax* (Hymenoptera, Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 90:196-200.
- Quicke, D. L. J. 1989a. Reclassification of some New World species of Braconinae (Hym., Braconidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 125:119-121.
- Quicke, D. L. J. 1989b. A new Neotropical genus and species of *Coelodini* (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae) *Entomologist's Monthly Magazine* 125:9-12.
- Quicke, D. L. J. 1989c. Further new host records for genera and species of Braconinae (Hym., Braconidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 125:199-205.
- Quicke, D. L. J. 1994. *Myosomatoides* gen. nov. (Hymenoptera: Braconidae) a Neotropical larval parasitoid of stem-boring pests *Diatraea*. *Journal of Hymenoptera Research* 3:227-231.
- Quicke, D. L. J. 1995. Two new Neotropical genera of Braconinae (Hymenoptera, Braconidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 131:223-228.
- Quicke, D. L. J. 1997a. *Parasitic wasps*. Chapman y Hall, London.
- Quicke, D. L. J. 1997b. Subfamily Braconinae, pp.148-174, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No.1. The International Society of Hymenopterists. Washington, D. C.
- Quicke, D. L. J. y M. J. Sharkey. 1989. A key to and notes on the genera of Braconinae (Hymenoptera: Braconidae) from America north of Mexico with descriptions of two new genera and three new species. *The Canadian Entomologist* 121:337-361.
- Quicke, D. L. J. y C. van Achterberg. 1990. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonidea). *Zoologische Verhandelingen* 258:1-95.
- Quicke, D. L. J. y T. Huddleston. 1991. The extraordinary genus *Gnathobracon* Costa (Hymenoptera, Braconidae), with the description of a new species from Peru. *Entomologist's Monthly Magazine* 127:191-195.
- Quicke, D. L. J. y P. Marsh. 1992. Two new species of Neotropical parasitic wasps with highly modified ovipositors (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae and Doryctinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 94:559-567.
- Quicke, D. L. J. y J. F. Genise. 1994. Reclassification of the South American species of Braconinae (Hymenoptera, Braconidae) described by Br  thes. *Entomologist's Monthly Magazine* 130:35-45.
- Quicke, D. L. J. y A. Delobel. 1995. A new Neotropical Braconinae (Hymenoptera, Braconidae) parasitic on Bruchidae (Coleoptera). *Entomologist's monthly magazine* 131:215-221.
- Quicke, D. L. J. y C. van Achterberg. 1997. Subfamily Ypsistocerinae, pp. 418-422, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. The International Society of Hymenopterists, Washington, D. C.
- Quicke, D. L. J. y R. Belshaw. 1999. Incongruence between morphological data sets: An example from the evolution of endoparasitism among parasitic wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Systematic Biology* 48: 436-454.
- Quicke, D. L. J., L. C. Fisher y M. G. Fitton. 1992. New diagnostic ovipositor characters for Doryctinae wasps (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Natural History* 26:1035-1046.
- Quicke, D. L. J., M. J. K. Chishti y H. H. Basibuyuk. 1996. A revision of the *Yelicones* species (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) from Central America, with descriptions of sixteen new species. *Zoologische Mededelingen* 70:17-61.
- Quicke, D. L. J., R. Wharton y H. Sittertz-Bhatkar. 1996. Recto-tergal fusion in the braconinae (Hymenoptera: Braconidae): structure and distribution. *Journal of Hymenoptera Research* 5:73-79.
- Quicke, D. L. J., C. van Achterberg y J. Godfray. 1997. Comparative morphology of the venom gland and reservoir in Opiinae and Alysiinae braconid wasps (Insecta, Hymenoptera, Braconidae). *Zoologica*

- Scripta* 25:1-28.
- Quicke, D. L. J., H. H. Basibuyuk, M. G. Fitton y A. P. Rasnitsyn. 1999. Morphological, paleontological and molecular aspects of ichneumonoid phylogeny (Hymenoptera, Insecta). *Zoologica Scripta* 28:1-2.
- Quicke, D. L. J., J. Taylor y A. Purvis. 2001. Changing the landscape: A new strategy for estimating large phylogenies. *Systematic Biology* 50(1):60-66.
- Ramadan, M. M. y J. W. Beardsley. 1992. Supernumerary molts in first instar *Biosteres tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 31:235-237.
- Ramadan, M. M., T. T. Wong y J. W. Beardsley. 1989a. Survivorship, potential, and realized fecundity of *Biosteres tryoni* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Entomophaga* 34:291-297.
- Ramadan, M. M., T. T. Wong y J. W. Beardsley. 1989b. Insectary production of *Biosteres tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid to *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 29:41-48.
- Ramadan, M. M., T. T. Wong y M. A. Wong. 1991. Influence of parasitoid size and age on male mating success of Opiinae (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* 1:248-255.
- Ramadan, M. M., T. T. Wong y J. W. Beardsley. 1992. Reproductive behavior of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae) an egg-larval parasitoid of the Oriental fruit fly. *Biological Control* 2:28-34.
- Ramadan, M. M., T. T. Wong y D. O. McInnis. 1994. Reproductive biology of *Biosteres arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae), an egg larval parasitoid of *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Biological Control* 4:93-100.
- Ramirez, B. y P. Marsh. 1996. A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, and inquiline fig wasp with brachypterous males with descriptions of two new species. *Journal of Hymenoptera Research* 5:64-72.
- Rasnitsyn, A. P. 1983. Ichneumonoidea (Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Mongolia. *Contributions of the American Entomological Institute* 20: 259-265.
- Rasnitsyn, A. P. y M. J. Sharkey. 1988. New Eoichneumonidae from the early Cretaceous of Siberia and Mongolia (Hymenoptera: Ichneumonoidea), pp. 169-197, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research*. E. J. Brill, Leiden.
- Read, D. P., P. P. Feeny y R. B. Root. 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). *The Canadian Entomologist* 102:1567-1578.
- Redolfi, I. 1994. Diversidad de Braconidae (Hymenoptera) en el Perú. *Revista Peruana de Entomología* 37:11-22.
- Reed, H. C., D. K. Reed y N. C. Elliott. 1992. Comparative life table statistics of *Diaeretiella rapae* and *Aphidius matricariae* on the Russian wheat aphid. *Southwestern Entomologist* 17:307-312.
- Reznik, S. Y., D. G. Chernoguz y K. B. Zinovjeva. 1992. Host searching, oviposition preferences and optimal synchronization in *Alysia manducator* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the blowfly, *Calliphora vicina*. *Oikos* 65:81-88.
- Rubens, A., M. Oda, M. Valverde de Macêdo y D. L. J. Quicke. 2001. First biological data for *Aspilodemon* Fischer (Hymenoptera: Braconidae: Hydrangeocolinae): Parasitoids of cecidomyiid fly galls on Asteraceae in Brazil. *Journal of Hymenoptera Research* 10(2):126-130.
- Saffer, B. 1977. A new species of *Coenocoelius* from Costa Rica (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79:593-596.
- Saffer, B. 1982. A systematic revision of the genus *Coenocoelius* (Hymenoptera, Braconidae) in North America, including Mexico. *Polskie Pismo Entomologiczne* 52: 73-167.
- Sánchez, J. A., J. Romero, S. Ramirez, S. Anaya y J. Carrillo. 1998. Géneros de Braconidae del estado de Guanajuato (Insecta: Hymenoptera). *Acta Zooogica Mexicana (N. S.)* 74:59-137.
- Sánchez-García, J., R. Wharton, J. Romero-Napoles, A. Gonzalez-Hernandez, V. López-Martínez, A. Equihua-Martínez, H. Gonzalez-Hernandez y J. Carrillo-Sanchez. 2003. Description of a new species of *Blacus* Nees (Hymenoptera: Braconidae) from Mexico, utilizing characters of the male external genitalia. *Pan-Pacific Entomologist* 79(2):135-144.
- Sanchis, A., A. Latorre, F. Gonzalez-Candelas y J. M. Michelena. 2000. An 18S rDNA-based molecular phylogeny of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Phylogenetic Evolution* 14(2):180-194.
- Santos, J., L. Viana, F. Silveira, A. Penteado-Dias y G. Fernández. 2004. Ovipositing behaviour of *Compsobracon mirabilis* (Szépligeti) (Hymenoptera, Braconidae) in a cerrado habitat, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(1):139-140.
- Sarmiento, C. E., M. J. Sharkey y D. H. Janzen. 2004. The first gregarious species of Agathidinae (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research* 13(2):295-301.
- Scatolini, D. y A. M. Penteado-Dias. 1997. A fauna de Braconidae (Hymenoptera) como bioindicadora do grau de preservação de duas localidades do Estado do Paraná. *Revista Brasileira de Ecologia. Rio Claro-SP* 1(1):84-87.
- Scatolini, D. y A. M. Penteado-Dias. 1999. A new species of *Sendaphne* (Hymenoptera: Braconidae) from Brazil. *Entomological News* 110(1):53-55.
- Scatolini, D. y A. M. Penteado-Dias. 2003. Análise faunística de Braconidae (Hymenoptera) em três áreas de mata nativa do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 47(2):187-195.
- Scatolini, D., A. M. Penteado-Dias y C. van Achterberg. 2002. *Pseudorhysipolis* gen. nov. (Braconidae: Rhysipolinae) with nine new species from Brazil, Suriname and

- Panama. *Zoologische Mededelingen* 76:109-131.
- Sharkey, M. J. 1983. *Marjoriella* a new tropical genus of Agathidinae (Braconidae: Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 20(1):94-100.
- Sharkey, M. J. 1985. Notes on the genera *Bassus* Fabricius and *Agathis* Latreille with a description of *Bassus arthurellus* n. sp. (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 117:1497-1502.
- Sharkey, M. J. 1986. *Pharpa*, a new genus of Neotropical Agathidinae (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 118:1231-1239.
- Sharkey, M. J. 1988. A taxonomic revision of *Alabagrus* (Hymenoptera: Braconidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology* 57:311-437.
- Sharkey, M. J. 1990. A revision of *Zacremnops* Sharkey and Wharton (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:561-570.
- Sharkey, M. J. 1992. Cladistics and tribal classification of the Agathidinae (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Natural History* 26:425-447.
- Sharkey, M. J. 1993. Family Braconidae, pp. 362-395, en: Goulet H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Sharkey, M. J. 1997a. Key to New World subfamilies of the family Braconidae, pp. 39-64, en: Wharton R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997b. Subfamily Agathidinae, pp. 69-84, en: Wharton, R., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997c. Subfamily Apozyginae, pp. 132-136, en: Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997d. Subfamily Blacinae, pp. 141-148, en: Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997e. Subfamily Helconinae, pp. 261-274, en: Wharton, R., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997f. Subfamily Ichneutinae, pp. 303-310, en: Wharton, R., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997g. Subfamily Meteorideinae, pp. 325-326, en: Wharton, R., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 1997h. Subfamily Sigalphinae, pp. 415-418, en: Wharton, R., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Sharkey, M. J. 2004. Afrotropical-North American disjunct distribution of *Minanga* (Hymenoptera: Braconidae) with the description of a new species and first record for the New World. *Annals of the Entomological Society of America* 97(6):1198-1203.
- Sharkey, M. J. y D. B. Wahl. 1992. Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:15-24.
- Sharkey, M. J. y R. A. Wharton. 1994. A revision of the genera of the world Ichneutinae (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Natural History* 28:873-912.
- Sharkey, M. J. y D. Janzen. 1995. Review of the world species of *Sigalphus* (Hymenoptera: Braconidae: Sigalphinae) and biology of *Sigalphus romeroi*, new species. *Journal of Hymenoptera Research* 4:99-109.
- Sharkey, M. J. y A. Roy. 2002. Phylogeny of the Hymenoptera: a reanalysis of the Ronquist *et al.* (1999) reanalysis, emphasizing wing venation and apocritan relationships. *Zoologica Scripta* 31:57-66.
- Sharkey, M. J. y R. A. Briceño. 2005. Review of *Sesioctonus* Viereck (Hymenoptera: Braconidae: Agathidinae) from Colombia with descriptions of five new species. *Zootaxa* 1002:45-58.
- Shaw, M. R. 1981. Delayed inhibition of host development by the non-paralyzing venoms of parasitic wasps. *Journal of Invertebrate Pathology* 37:215-221.
- Shaw, M. R. 1983. On evolution of endoparasitism: The biology of some genera of Rogadinae (Braconidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 20:307-328.
- Shaw, M. R. 1994. Parasitoid host ranges, pp. 111-144, en: Hawkins, B. A. y Sheehan, W. (eds.). *Parasitoid community ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Shaw, M. R. y T. Huddleston. 1991. Classification and biology of braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Handbooks for the Identification of British Insects* 7(11):1-126.
- Shaw, S. R. 1983. A taxonomic study of Nearctic *Ascogaster* and a description of a new genus *Leptodrepana* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomography* 2:1-54.
- Shaw, S. R. 1985. A phylogenetic study of the subfamilies Meteorinae and Euphorinae (Hymenoptera: Braconidae). *Entomography* 3:277-370.
- Shaw, S. R. 1987. *Orionis*, a new genus from Central America,

- with an analysis of its phylogenetic placement in the tribe Euphorini (Hymenoptera: Braconidae). *Ecological Entomology* 13:323-335.
- Shaw, S. R. 1988. Euphorinae phylogeny: the evolution of diversity in host-utilization by parasitoid wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Ecological Entomology* 13:323-335.
- Shaw, S. R. 1989. A new Mexican genus and species of Dinocampini with serrate antennae (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae). *Psyche* 95:289-297.
- Shaw, S. R. 1993. Systematic status of *Eucystomastax* Brues and characterization of the Neotropical *Aleiodes melanopterus* (Erichson) species complex (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae: Rogadini). *Journal of Hymenoptera Research* 2:1-11.
- Shaw, S. R. 1995a. A new species of *Centistes* from Brasil (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae) parasitizing adults of *Diabrotica* (Coleoptera: Chrysomelidae) and key to New World species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 97:153-160.
- Shaw, S. R. 1995b. Family Braconidae, pp. 431-463, en: Hanson P. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Shaw, S. R. 1997a. Subfamily Cheloninae, pp. 192-202, en: Wharton R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Shaw, S. R. 1997b. Subfamily Euphorinae, pp. 234-254, en: Wharton R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Shaw, S. R. 1997c. Subfamily Meteorinae, pp. 326-330, en: Wharton R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Shaw, S. R. 1997d. Subfamily Rogadinae, pp. 402-412, en: Wharton R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Shaw, S. R. 2002. Two new species of *Betelgeuse* from Mexico (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae). *Pan-Pacific Entomologist* 78(3):188-196.
- Shaw, S. R. 2004. Essay on the evolution of adult-parasitism in the subfamily Euphorinae (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Russian Entomological Society of St. Petersburg* 75(1):82-95.
- Shaw, S. R. y J. S. Edgerly. 1985. A new braconid genus (Hymenoptera) parasitizing web-spinners (Embiidina) in Trinidad. *Psyche* 92:505-511.
- Shaw, S. R. y P. Marsh. 2000a. Revision of the enigmatic genus *Marshiella* Shaw in the New World with description of three new species (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae). *Journal of Hymenoptera Research* 9(2): 277-287.
- Shaw, S. R. y J. Papp. 2000b. A study of the genus *Falcosyntretus* Tobias from the New World with five new species and a key to the known species (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 102(3): 634-642.
- Sheehan, W. y A. M. Shelton. 1989. The role of experience in plant foraging by the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Behaviour* 2:743-759.
- Shenefelt, R. D. 1965. A contribution towards knowledge of the world literature regarding Braconidae. *Beiträge zur Entomologie* 15:243-500.
- Shenefelt, R. D. 1969. Braconidae. I. Hybrizoninae, Euphorinae, Cosmophorinae, Neoneurinae, Macrocentrinae, pp. 1-176, en: Ferrière Ch. y J. van der Vecht (eds.). *Hymenopterorum Catalogus (nova editio), Pars 4*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1970a. Braconidae II, Helconinae, Calyptinae, Mimagathinae, Triaspininae, pp. 177-306, en: Ferrière Ch. y J. van der Vecht (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 5*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1970b. Braconidae III, Agathidinae, pp. 307-428, en: Ferrière Ch. y J. van der Vecht (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 6*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1972. Braconidae IV, Microgastrinae *Apanteles*, pp. 429-668, en: Vecht, J. van der y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 8*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1973a. Braconidae V, Microgastrinae e Ichneutinae, pp. 669-812, en: Vecht, J. van der y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus (nova editio), Pars 9*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1973b. Braconidae VI, Cheloninae, pp. 813-936, en: Ferrière Ch., J. van der Vecht y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 10*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1974. Braconidae VII, Alysiinae, pp. 937-1113, en: Vecht, J. van der y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus (nova editio), Pars 11*. Dr. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1975. Braconidae VIII, Exothecinae, Rogadinae, pp. 1115-1262, en: Vecht, J. van der y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 12*. Dr. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1978. Braconidae X, Braconinae, Gnathobraconinae, Mesostoinae, Pseudodicrogeniinae, Telengainae, Ypsistocerinae, plus Braconidae in general, major groups, unplaced genera and species, pp. 1425-1872, en: Achterberg, C. van y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum catalogus, Pars 15*. Dr. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. 1980. Braconidae XI, introduction, guide to host management, index to braconid names, pp. 1-384, en: Achterberg, C. van y R. D. Shenefelt (eds.).

- Hymenopterorum catalogus, Pars 16*. Dr. Junk, The Hague.
- Shenefelt, R. D. y P. Marsh. 1976. Braconidae IX, Doryctinae, pp. 1263-1424, en: Vecht, J. van der y R. D. Shenefelt (eds.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 13*. Dr. Junk, The Hague.
- Silvestri, F. 1914. Report of an expedition to Africa in search of the natural enemies of fruit flies (Tephritidae) with descriptions, observations and biological notes. *Bulletin of the Division of Entomology, Board of Agriculture and Forestry, Territory of Hawaii* 3:1-176.
- Simmonds, F. J. 1947. The biology of the parasites of *Loxostege sticticalis* L., in North America- *Bracon vulgaris* (Cress.) (Braconidae, Agathidinae). *Bulletin of Entomological Research* 38:145-155.
- Singh, R. y M. Srivastava. 1989. Bionomics of *Trioxys indicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), a parasitoid of *Aphis craccivora* (Homoptera: Aphididae). 31. Effect of host haemolymph on the numerical response of the parasitoid. *Entomophaga* 34:581-586.
- Sivinski, J. y J. C. Webb. 1989. Acoustic signals produced during courtship in *Diachasmimorpha* (= *Biosteres*) *longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) and other Braconidae. *Annals of the Entomological Society of America* 82:116-120.
- Sivinski, J. y B. Smittle. 1990. Effects of gamma radiation on the development of the Caribbean fruit fly (*Anastrepha suspensa*) and the subsequent development of its parasite *Diachasmimorpha longicaudata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 55:295-297.
- Sivinski J., C. Calkins y R. Baranowski. 1994. A container for eclosion and release of adult insects prior to mass release. *Florida Entomologist* 77:513-515.
- Sivinski, J., C. O. Calkins, R. Baranowski, D. Harris, J. Brambila, J. Diaz, R. Burns, T. Holler y G. Dodson. 1996. Suppression of a Caribbean fruit fly (*Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae) population through augmented releases of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 6: 177-185.
- Smith, J. W., R. N. Wiedenmann Jr. y W. A. Overholt. 1993. *Parasites of lepidopteran stemborers of tropical gramineous plants*. ICIPE Science Press, Nairobi.
- Smith, O., A. Diboll y J. Rosenberger. 1955. Laboratory studies of *Pelecystoma harrisinae* (Ashmead), an adventive braconid parasite of the western grape leaf skeletonizer. *Annals of the Entomological Society of America* 48:232-237.
- Smith P. T., S. Kambhampati, V. Wolfgang y M. Mackauer. 1999. A phylogeny of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) inferred from mitochondrial NADH 1 dehydrogenase gene sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11(2):236-245.
- Starý, P. 1957. Notes on the Braconidae (Hym.) of Czechoslovakia IV. (Part I). *Acta Societas Entomologicae Eechosloveniae* 54:277-292.
- Starý, P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. *Series Entomologica* 6:1-643.
- Starý, P. 1981. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae). *Acta Entomologica Bohemoslava* 80:35-48.
- Starý, P. 1983. New species and host records of aphid parasitoids from México. *Acta Entomologica Bohemoslava* 80:35-48.
- Starý, P. 1987. Subject bibliography of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) of the world 1758-1982. *Monographs to Applied Entomology* 25:1-101.
- Starý, P. 1995. The Aphidiidae of Chile (Hymenoptera, Ichneumonoidea). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 42:113-138.
- Starý, P. y G. Remaudiere. 1982. New genera, species and host records of aphid parasitoids from México *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* 18 (1):107-127.
- Starý, P. y G. Remaudiere. 1983. Complements to the aphid parasitoid fauna of Mexico (Hymenoptera, Aphidiidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 19:113-116.
- Stoltz, D. B. y J. B. Whitfield. 1992. Viruses and virus-like entities in the parasitic Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:125-139.
- Stoltz, D. B., P. Krell, D. Summers y S. B. Vinson. 1984. Polydnariviridae - a proposed family of insect viruses with segmented, double-stranded and circular DNA genomes. *Intervirology* 21:1-4.
- Szepligeti, G. 1904. Hymenoptera Fam. Braconidae (Première partie). *Genera Insectorum* 22, 23:1-253
- Telenga, N. A. 1955. *Fauna of the USSR. Hymenoptera. Braconidae. Microgastrinae and Agathidinae*. Vol. 5. No. 4. Akademiya Nauk SSSR, Moscou.
- Teles da Silva, M. y M. Palma. 1985. Pygidial gland in males of *Doryctobracon areolatus* (Szépligeti) (Hymenoptera, Braconidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 29: 571-574.
- Thomson, C. G. 1895. Bidrag Hill Braconidernas kanedom. *Opuscula Entomologica* 20:2141-2339.
- Thompson, F. R. M. y E. Ruiz. 1990. Ichneumonoidea y Vespoidea de la zona centro de Tamaulipas, México. *Acta Científica Potosina* 12(1):25-39.
- Tillman, P. G. y J. R. Cate. 1989. Six new hosts of *Bracon mellitor* (Hymenoptera: Braconidae), with a review of recorded hosts. *Environmental Entomology* 18:328-333.
- Tobias, V. I. 1965. Generic groupings and evolution of parasitic Hymenoptera of the subfamily (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae). *Entomologicheskoe Obozrenie* 44:841-865.
- Tobias, V. I. 1967a. A review of the classification, phylogeny and evolution of the family Braconidae (Hym.). *Entomological Review* 46:387-399.
- Tobias, V. I. 1967b. The Far East as a center of abundance of the tribe Helconini, pp. 222-238, en: Harmful and useful insects of the Far East. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR* 41 (en ruso).
- Tobias, V. I. 1971. Review of the Braconidae (Hymenoptera) of the USSR. *Trudy Vsesoyuznogo Entomologicheskogo Obshchestva* 54:156-268 (en ruso).
- Tobias, V. I. 1975. Two new species and a new genus of

- braconids (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) from Mongolia. *Insects of Mongolia* 3:306-309.
- Tobias, V. I. 1977. The genus *Opius* Wesm. (Hymenoptera, Braconidae) as parasites of fruit flies (Diptera, Tephritidae). *Entomological Review* 56:132-139.
- Tobias, V. I. 1983. Towards an understanding of the genus *Acrisis* Foerster, 1862, of the tribe Acrisidini Hellen, 1957 (Hymenoptera, Braconidae, Doryctinae). *Trudy Vsesoyuznogo Entomologicheskogo Obshchestva* 65: 155-168 (en ruso).
- Tobias, V. I. y A. Jakimavicius. 1986. Subfamily Opiinae, pp. 7-100, en: Tobias, V. I. (ed.). *Identification of the insects of European USSR*. Vol. 3, Part 5. Academiya Nauk, Leningrad (en ruso).
- Torre-Bueno, J. R. 1937. *A glossary of entomology*. Brooklyn Entomological Society, Brooklyn New York.
- Tremblay, E. y E. Calvert. 1971. Embryosystematics in the aphidiines, Hymenoptera: Braconidae. *Bolletino del Laboratorio di Entomologia Agraria Filippo Silvestri di Portici* 29:223-249.
- Tripathi, R. N. y R. Singh. 1990. Fecundity, reproductive rate, longevity and intrinsic rate of increase of an aphidiid parasitoid *Lysiphlebus mirzai*. *Entomophaga* 35:601-610.
- Trostle, M., N. S. Carrejo, I. Mercado y R. A. Wharton. 1999. Two new species of *Phaenocarpa* Foerster (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) from South America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101(1):197-207.
- Valerio, A. y J. B. Whitfield. 2002. *Epsilogaster faviolae*, a new species of Mendesellinae from Colombia (Hymenoptera: Braconidae). *Zootaxa* 41:1-7.
- Valerio, A. y J. B. Whitfield. 2003. A new species of the enigmatic genus *Teremys* Mason, *T. hanniae*, from Costa Rica (Hymenoptera: Braconidae). *Zootaxa* 364:1-9.
- Valerio, A., A. R. Deans y J. B. Whitfield. 2004. Review of the microgastrine braconid wasp genus *Exoryza*, with description of a new species, *E. monocavus*, from Central America. *Zootaxa* 526:1-11.
- Vance, A. M. 1932. The biology and morphology of the braconid *Chelonus annulipes* Wesmael, a parasite of the European corn borer. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin* 294:1-48.
- Vet, L. E. M. y J. J. M. van Alphen. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. I. A qualitative study on Eucilidae and Alysiinae. *Oikos* 44:478-486.
- Viereck, H. L. 1913. Descriptions of twenty-three new genera and thirty-one new species of ichneumon-flies. *Proceedings of the United States National Museum* 46: 359-386.
- Villemant, C. y G. Simbolotti. 2000. Une nouvelle espèce du *Cyclaulacidea* parasite d'un charançon revageur du palmier *Euterpe oleracea* au Brésil (Hymenoptera, Braconidae). *Revue Française d'Entomologie (N. S.)* 22(4):167-171.
- Vinson, S. B. 1969. General morphology of the digestive and internal reproductive systems of adult *Cardiochiles nigriceps* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 62:1414-1419.
- Vinson, S. B. 1972. Factors in successful attack on *Heliothis virescens* by the parasitoid *Cardiochiles nigriceps*. *Journal of Invertebrate Pathology* 20:118-123.
- Vinson, S. B. 1978. Courtship behavior and sources of a sexual pheromone from *Cardiochiles nigriceps*. *Annals of the Entomological Society of America* 71:832-837.
- Vinson, S. B. y W. J. Lewis. 1965. A method of host selection by *Cardiochiles nigriceps*. *Journal of Economic Entomology* 58:869-871.
- Vinson, S. B. y J. R. Scott. 1974. Ultrastructure of teratocytes of *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 3:293-304.
- Visser, M. E. 1994. The importance of being large: The relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Animal Ecology* 63:963-978.
- Völkl, W. y M. Mackauer. 1990. Age-specific pattern of host discrimination by the aphid parasitoid *Ephedrus californicus* Baker (Hymenoptera: Aphididae). *The Canadian Entomologist* 122:349-361.
- Walker, A. K. y T. Huddleston. 1987. New Zealand cheloninae braconid wasps (Hymenoptera). *Journal of Natural History* 21:339-361.
- Walker, A. K., I. J. Kitching y A. D. Austin. 1990. A reassessment of the phylogenetic relationships within the Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae). *Cladistics* 6:291-306.
- Watanabe, C. 1968. A revision of the genus *Acanthormius* Ashmead, with descriptions of six new species (Hymenoptera, Braconidae). *Insecta Matsumurana* 30: 57-66.
- Waterhouse, D. F. 1993. *Biological control: Pacific prospects-supplement 2*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Wesmael, C. 1835. Monographie des Braconides de Belgique. *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royal des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* 9:1-252.
- West, K. J. y J. C. Miller. 1989. Patterns of host exploitation by *Meteorus communis* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 18:537-540.
- Wharton, R. A. 1977a. Exodontiellini, a new tribe of Opiinae with exodont mandibles (Hymenoptera: Braconidae). *Pan-Pacific Entomologist* 53:297-303.
- Wharton, R. A. 1977b. New world *Aphaereta* species (Hymenoptera: Braconidae), with a discussion of terminology used in the tribe Alysiini. *Annals of the Entomological Society of America* 70:782-803.
- Wharton, R. A. 1980. Review of New World Alysiini (Hymenoptera: Braconidae) with discussion of generic relationships within the tribe. *University of California Publications in Entomology* 88:1-104.
- Wharton, R. A. 1984a. The status of certain Braconidae (Hymenoptera) cultured for biological control programs, and description of a new species of *Macrocentrus*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 86:902-912.
- Wharton, R. A. 1984b. Biology of the Alysiini (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of cyclorrhaphous Diptera.

- Texas Agricultural Experiment Station Technical Monograph* 11:1-39.
- Wharton, R. A. 1985. Characterization of the genus *Aspilota* (Hymenoptera: Braconidae). *Systematic Entomology* 10:227-237.
- Wharton, R. A. 1986. The braconid genus *Alysia* (Hymenoptera): a description of the subgenera and a revision of the subgenus *Alysia*. *Systematic Entomology* 11:453-504.
- Wharton, R. A. 1987. Changes in nomenclature and classification of some opiine Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89:61-73.
- Wharton, R. A. 1988a. Classification of the braconid subfamily Opiinae (Hymenoptera). *The Canadian Entomologist* 120:333-360.
- Wharton, R. A. 1988b. The braconid genus *Alysia* (Hymenoptera): a revision of the subgenus *Anarcha*. *Contributions of the American Entomological Institute* 24:1-69.
- Wharton, R. A. 1989a. Two new North American species of *Digonogastra* Viereck (Hymenoptera, Braconidae) parasitic on cane boring Lepidoptera. *Bulletin of Entomological Research* 79:401-410.
- Wharton, R. A. 1989b. Classical biological control of fruit-infesting Tephritidae, pp. 303-313, en: Robinson, A. S. y Hooper, G (eds.). *Fruit flies, their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.
- Wharton, R. A. 1993a. Bionomics of Braconidae. *Annual Review of Entomology* 38:121-143.
- Wharton, R. A. 1993b. Review of the Hormiini (Hymenoptera: Braconidae) with a description of new taxa. *Journal of Natural History* 27:107-171.
- Wharton, R. A. 1994. New genera, species, and records of New World Alysiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 96:630-664.
- Wharton, R. A. 1997a. Subfamily Alysiinae, pp. 84-116, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A. 1997b. Subfamily Gnampodontinae, pp. 256-259, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A. 1997c. Subfamily Homolobinae, pp. 278-283, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A. 1997d. Subfamily Macrocentrinae, pp. 310-315, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A. 1997e. Subfamily Opiinae, pp. 378-395, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey. *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A. 2000. Can braconid classification be restructured to facilitate portrayal of relationships?, pp. 143-153, en: Austin and Dowton (eds.). *Hymenoptera evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Wharton, R. A. y P. M. Marsh. 1978. New World Opiinae (Hymenoptera: Braconidae) parasitic on Tephritidae (Diptera). *Journal of the Washington Academy of Sciences* 68:147-167.
- Wharton, R. A. y F. E. Gilstrap. 1983. Key to and status of Opiinae braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitis* and *Dacus* s.l. (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 76:721-742.
- Wharton, R. A. e I. Mercado. 1989. Patrones preliminares de diversidad de la subfamilia Cardiochilinae (Hymenoptera: Braconidae) para México. *Memorias del XXXI Congreso Nacional de Entomología Mérida, Yucatán*.
- Wharton, R. A. y C. van Achterberg. 2000. Family group names in Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). *Journal of Hymenoptera Research* 9:254-270.
- Wharton, R. A. e I. Mercado. 2000. Braconidae (Hymenoptera), pp. 635-647, en: Llorente Bousquets, González Soriano y Papayero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. Editorial UNAM, México D. F.
- Wharton, R. A., F. E. Gilstrap, R. H. Rhode, M. Fischer y W. C. Hart. 1981. Hymenopterous egg-pupal and larval-pupal parasitoids of *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* species in Costa Rica. *Entomophaga* 26:285-290.
- Wharton, R. A., S. R. Shaw, M. J. Sharkey, D. B. Wahl, J. B. Woolley, J. Whitfield, P. Marsh y J. W. Johnson. 1992. Phylogeny of the subfamilies of the family Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea): a reassessment. *Cladistics* 8:199-235.
- Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). 1997. *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Wharton, R. A., M. K. Trostle, R. H. Messing, R. S. Copeland, S. W. Kimani-Njogu, S. Lux, W.A. Overholt, S. Mohamed y J. Sivinski. 2000. Parasitoids of medfly, *Ceratitis capitata*, and related tephritids in Kenyan coffee: a predominantly koinobiont assemblage. *Bulletin of Entomological Research* 90:517-526.
- Whitfield, J. B. 1987. Comments on the proposed designation of *Microgaster australis* Thomson, 1895 as type species of *Microgaster* Latreille, 1804 (Insecta, Hymenoptera) (Case 2397). *Bulletin of Zoological Nomenclature* 44:47.

- Whitfield, J. B. 1989. Two new species of *Paradelius* (Hymenoptera: Braconidae) from North America, with biological notes. *Pan-Pacific Entomologist* 64:313-319.
- Whitfield, J. B. 1990. Phylogenetic review of the *Stiropius* group of genera (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) with description of a new Neotropical genus. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:36-43.
- Whitfield, J. B. 1992. The polyphyletic origin of endoparasitism in the cyclostome lineages of the Braconidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 17:273-286.
- Whitfield, J. B. 1995. *Xanthapanteles*, a new genus of Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae) from South America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 97:879-883.
- Whitfield, J. B. 1997a. Molecular and morphological data suggest a single origin of the polydnviruses among braconid wasps. *Naturwissenschaften* 84:1-7.
- Whitfield, J. B. 1997b. Subfamily Adeliinae, pp. 320-323, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1997c. Subfamily Dirrhopinae, pp. 202-204, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1997d. Subfamily Mendesellinae, pp. 320-323, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1997e. Subfamily Microgastrinae, pp. 332-364, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1997f. Subfamily Miracinae, pp.370-373, en: Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-51.
- Whitfield, J. B. 2002. Estimating the age of the polydnvirus/ braconid wasp symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99:7508-7513.
- Whitfield, J. B. 2003. Phylogenetic insights into the evolution of parasitism in Hymenoptera, pp. 69-100, en: Littlewood, T. J. (ed.). *The evolution of parasitism-A phylogenetic approach. Advances in Parasitology* 54.
- Whitfield, J. B. y D. L. Wagner. 1991. Annotated key to the genera of Braconidae (Hymenoptera) attacking leaf-mining Lepidoptera in the Holarctic Region. *Journal of Natural History* 25:733-754.
- Whitfield, J. B. y W. R. M. Mason. 1994. Mendesellinae, a new subfamily of braconid wasp (Hymenoptera: Braconidae) with a review of relationships within the microgastroid assemblage. *Systematic Entomology* 19:61-76.
- Whitfield, J. y P. Dangerfield. 1997. Subfamily Cardiochilinae, pp. 176-184, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. y R. Wharton. 1997. Subfamily Hormiinae, pp. 284-301, en: Wharton, R., P. Marsh y M. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. The International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Whitfield, J. B. y C. N. Lewis. 2001. Analytical survey of the Braconid wasp fauna (Hymenoptera: Braconidae) on six midwestern U.S. tallgrass prairies. *Annals of the Entomological Society of America* 94(2):230-238.
- Whitfield, J. B. y S. Asgari. 2003. Virus or not? Phylogenetics of polydnviruses and their wasp carriers. *Journal of Insect Physiology* 49:397-405.
- Whitfield, J. B. y M. Oltra-Moscato. 2004. Revision of the Neotropical species of *Deuterixys* Mason (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Hymenoptera Research* 13(1):134-148.
- Whitfield, J. B., A. Benzing y F. Ponce. 2002. Review of the *Glyptapanteles* species (Hymenoptera: Braconidae: Microgastrinae) attacking noctuids in field crops in the Neotropical region, with descriptions of two new species from the Ecuadorian Andes. *Journal of Hymenoptera Research* 11(1):152-165.
- Whitfield, J. B., P. Mardulyn y M. Dowton. 2002. Phylogenetic relationships among microgastrinae braconid wasp genera based on data from the 16S, COI and 28S genes and morphology. *Systematic Entomology* 27:337-359.
- Whitfield, J. B., W. Y. Choi y K. I. Suh. 2004. *Andesipolis*, a puzzling new genus of cyclostome Braconidae (Hymenoptera) from the Chilean Andes, with descriptions of three new species. *Zootaxa* 438:1-15.
- Willard, H. F. y C. Mason. 1937. Parasitization of the Mediterranean fruit fly in Hawaii, 1914-33. *United States Department of Agriculture Circular* 439:1-18.
- Williams, D. J. M. 1985. The New World genus *Lathrapanteles* n. gen.: phylogeny and placement in the Microgastrinae (Hymenoptera: Braconidae: Cotesiini). *Canadian Journal of Zoology* 63:1962-1981.
- Williams, D. J. M. 1988. Classification, phylogeny and zoogeographic studies of species of *Sathon* Mason (Hymenoptera: Braconidae). *Questiones Entomologicae* 24:529-639.
- Williams, H., M. A. Wong, R. A. Wharton y S. B. Vinson. 1988. Hagen's gland morphology and chemical content analysis for three species of parasitic wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Chemical Ecology* 14:1727-1736.
- Williams, L., G. A. Logarzo, S. R. Shaw, L. D. Price y V.

- Manrique. 2003. *Leiophron argentinensis* Shaw (Hymenoptera: Braconidae): A new species of parasitoid from Argentina and Paraguay-information on life history and potential for controlling *Lygus* bugs (Hemiptera: Miridae). *Annals of the Entomological Society of America* 96(6):834-846.
- Woets, J. y A. van der Linden. 1982. On the occurrence of *Opius pallipes* Wesmael and *Dacnusa sibirica* Telenga (Braconidae) in cases of natural control of the tomato leafminer *Liriomyza bryoniae* Kalt. (Agromyzidae) in some large greenhouses in the Netherlands. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 47:533-540.
- Wong, T. T. Y. y M. M. Ramadan. 1992. Mass rearing biology of larval parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) of tephritid flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii, pp. 405-426, en: Anderson, T. E y N. C. Leppla. (eds.). *Advances in insect rearing for research and pest management*. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Wong, T. T. Y., M. M. Ramadan, D. O. McInnis y N. Mochizuki. 1990. Influence of cohort age and host age on oviposition activity and offspring sex ratio of *Biosteres tryoni* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 779-783.
- Wong, T., M. Ramadan, D. McInnis, N. Mochizuki, J. Nishimoto y J. Herr. 1991. Augmentative releases of *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) to suppress a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population in Kula, Maui, Hawaii. *Biological Control* 1:2-7.
- Wong, T. T., M. M. Ramadan, J. C. Herr y D. O. McInnis. 1992. Suppression of a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 85:1671-1681.
- Yu, D. S., C. van Achterberg, y K. Horstmann. 2004. *Taxapad Ichneumonoidea*. Vancouver, Canada. (URL: www.Taxapad.com).
- Zettel, H. 1989a. A Beitrage zur Kenntnis neotropischer Arten der Gattung *Phanerotoma* Wesmael: 1 Die *Ph. biolinea* Gruppe und 2. Die *Ph. attenuata* Gruppe (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae) *Linzer Biologische Beitrage* 21:317-338.
- Zettel, H. 1989b. Beitrage zur Kenntnis neotropischer Arten der Gattung *Phanerotoma* Wesmael: 3. Die *Ph. triviata* Gruppe (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Linzer Biologische Beitrage* 21:527-542.
- Zettel, H. 1990a. A Eme Revision der Gattungen der Cheloninae (Hymenoptera, Braconidae) mit beschreibungen neuer Gattungen und Arten. *Annales Naturhistorisches Museum Wien* 91:147-196.
- Zettel, H. 1990b. Beitrage zur Kenntnis neotropischer Arten der Gattung *Phanerotoma*. Wesmael: 4. Die *Ph. fuscovaria*-Gruppe (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Linzer Biologische Beitrage* 22:3-19.
- Zettel, H. 1991. Beitrage zur Kenntnis neotropischer Arten der Gattung *Phanerotoma* Wesmael: 5. Die *Ph. minuta*-Gruppe und 6. Die *Ph. popovi*-Gruppe Nordamerikas (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Linzer Biologische Beitrage* 22:375-385.
- Zettel, H. 1992a. Revision der *Phanerotoma*- Arten Nordamerikas (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Linzer Biologische Beitrage* 24:275-300.
- Zettel, H. 1992b. Beitrage zur Kenntnis neotropischer Arten der Gattung *Phanerotoma* Wesmael: 7. Die *Ph. atriceps*-Gruppe (Hymenoptera: Braconidae: Cheloninae). *Linzer Biologische Beitrage* 24:663-669.
- Zitani, N. M., S. R. Shaw y D. H. Janzen. 1998. Systematics and biology of Costa Rican *Meteorus* species lacking dorsopes. *Journal of Hymenoptera Research* 7(2):182-208.

CAPÍTULO 30

Superfamilia Chrysidoidea

D. J. Brothers

Diagnosis

Antena usualmente con 10 ó 13 segmentos en ambos sexos (raramente muchos más); pronoto con ápice posterolateral usualmente alcanzando la tégula pero algunas veces separado por un hoyo cuticular distinguishible, con margen posterodorsal normalmente uniforme y superficialmente cóncavo y margen posterolateral con lóbulo cubriendo un espiráculo escasamente desarrollado; metapostnoto corto, transverso y fusionado con propodeo, algunas veces expuesto pero no o escasamente expandido

posteriormente en la mitad; venación alar reducida, generalmente con 3 o menos celdas cerradas en el ala anterior (rara vez hasta 8) y una o ninguna celda cerrada en el ala posterior (raramente hasta 3); ala posterior sin lóbulo jugal; esternos metasomales 1 y 2 no separados por constricción; hembra con articulación dentro del gonocoxito 2 cerca de la base; ovipositor oculto en descanso y usualmente modificado como un aguijón; setas plumosas ausentes. Dimorfismo sexual ligero a extremo: macho macróptero pero muy rara vez braquíptero o áptero; hembra generalmente macróptera pero frecuentemente áptera y rara vez braquíptera.

Filogenia

Carpenter (1986) analiza las relaciones de las familias. Brothers y Carpenter (1993), Brothers (1999) y Carpenter (1999) reexaminan y amplían este análisis. Es claro que Chrysidoidea es el grupo hermano de los Aculeata restantes, pero aún existe una ligera incertidumbre acerca de las relaciones verdaderas de las familias (Ronquist 1999; Ronquist *et al.* 1999). No obstante, parece haber acuerdo en que Plumariidae es la familia más basal, seguida por Scolebythi-

dae; Bethylidae y Chrysididae son probablemente grupos hermanos, y Sclerogibbidae es probablemente el grupo hermano de Dryinidae + Embolemidae.

Taxonomía

Chrysidoidea contiene tres familias comunes y grandes (Bethylidae, Chrysididae, Dryinidae) y cuatro raras y pequeñas, todas en el Neotrópico.

Biología y distribución

La mayoría de los crisidoideos están entre los Aculeata más pequeños; muchos están por debajo de los 3 mm de longitud. Estos parasitoides se encuentran frecuentemente en situaciones inusuales para los aculeados, por ejemplo en huevos de Phasmatodea, externamente sobre Cicadellidae (Homoptera) y ninfas de Embioptera, o sobre larvas de Lepidoptera o Coleoptera debajo de cortezas o en el suelo (aunque la última puede ser la condición primitiva para aculeados). Algunos son clepto-parásitos en nidos de otros Aculeata. En algunos grupos, las hembras son ápteras y frecuentemente deprimidas, lo cual facilita la localización del hospedero en hábitat ocultos.

Los crisidoideos forman un grupo principalmente pantropical del que se conoce muy poco, excepto por Dryinidae y

Chrysididae. La fauna del mundo se estima en alrededor de 16.000 especies, 70% de las cuales están sin describir. Por consiguiente, es muy difícil hacer una estimación significativa del número de especies en el Neotrópico.

Importancia económica

Aunque no se ha percibido aun la importancia económica de la superfamilia, algunas especies han sido utilizadas en control biológico: Bethylinidae sobre lepidópteros y coleópteros plaga, y Dryinidae sobre saltahojas (Cicadellidae). Azevedo, Helmer y Morato (2002) desarrollan un modelo de conservación para un parque nacional en Brasil basado en un estudio de diversidad de Bethylinidae.

Clave para las familias neotropicales de Chrysidoidea

- 1 Antena con 15 a 39 segmentos; hembra sin alas; por lo común, hembra (y también el macho) con fémur de la pata anterior ampliamente agrandado y engrosado (Figura 30.1A); hembra con tibia anterior ancha con lámina ventral yaciendo sobre la cara externa del fémur ... **Sclerogibbidae**
- Antena con 10 ó 13 segmentos; hembra completamente alada, con alas cortas o sin alas; pata anterior con fémur usualmente no agrandado o engrosado (Figura 30.1B); hembra con tibia de la pata anterior usualmente más delgada (si es grande entonces sin lámina ventral) 2

- 2(1) Antena con 10 segmentos 3
- Antena con 12 o 13 segmentos 4

- 3(2) Antena insertada sobre una protuberancia cónica baja encima de la mitad de la cabeza (Figura 30.2A), tórulo más de dos veces su ancho desde la margen dorsal del clipeo; cabeza en vista lateral fuertemente convexa anteriormente (Figura 30.2A); hembra con tarso de la pata anterior sin modificaciones, con 2 uñas pequeñas de igual tamaño **Emboleminidae**
- Antena insertada sobre una superficie plana o cóncava debajo de la mitad de la cabeza (Figura 30.2B), tórulo menor que su ancho desde la margen dorsal del clipeo; cabeza en vista lateral cóncava a ligeramente convexa anteriormente (Figura 30.2B); hembra con tarso de la pata anterior usualmente como pinza, con último segmento lateralmente expandido y una (1) uña muy agrandada (Figura 30.2C) (raramente no modificada) **Dryinidae**

- 4(2) Ala posterior de las formas aladas (macho) con al menos 2 celdas encerradas por venas tubulares (Figura

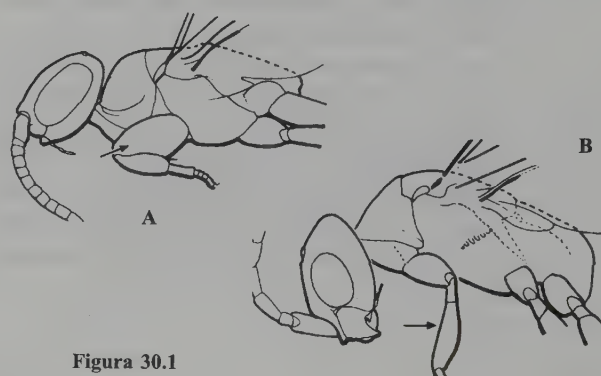


Figura 30.1

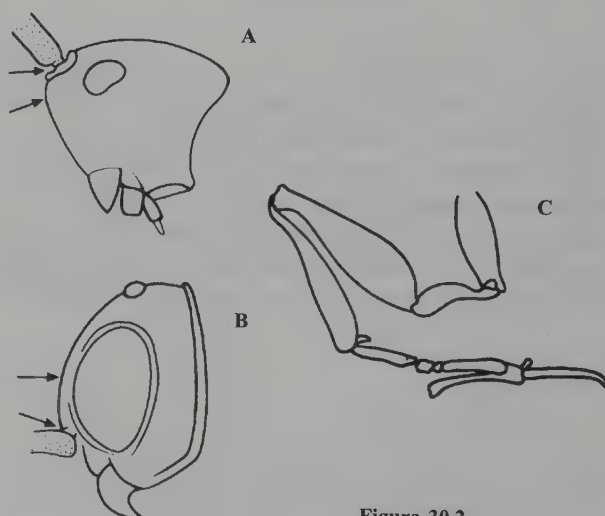


Figura 30.2

- 30.3A); formas ápteras (hembra) con mesotórax separado del metatórax por una fuerte constricción ventral; pronoto de la hembra sin reborde anterior, entonces la propleura expuesta en vista dorsal **Plumariidae**
- Ala posterior de las formas completamente aladas (ambos sexos) con solamente una o ninguna celda encerrada por venas tubulares (Figura 30.3B); formas sin alas o con alas pequeñas (ambos sexos) con mesotórax no separado del metatórax por una fuerte constricción ventral; pronoto de la hembra usualmente con flanco anterior, propleura entonces oculta en vista dorsal (si la hembra carece de reborde pronotal y la propleura está expuesta en vista dorsal, entonces con alas normales) **5**
- 5(4)** Pronoto sin reborde anterior, propleura entonces expuesta en vista dorsal; cabeza claramente separada del pronoto (Figura 30.4A); prosterno grande y en forma de diamante,

expuesta en vista ventral (Figura 30.4C); pata anterior con trocánter originándose preapicalmente desde la superficie lateral de la coxa (Figura 30.4C) **Scolecbythidae**

- Pronoto con reborde anterior bien desarrollado, propleura entonces oculta en vista dorsal; cabeza escasamente separada del pronoto (Figura 30.4B); prosterno pequeño y más o menos transverso (Figura 30.4D), frecuentemente oculto en vista ventral; pata anterior con trocánter originándose desde el ápice posterior de la coxa (Figura 30.4D) **6**

- 6(5)** Metasoma con 6 o 7 tergos expuestos (Figura 30.5A); pronoto usualmente tocando la tégula; cabeza usualmente prognata **Bethylidae**
- Metasoma con 5 o menos tergos expuestos (Figuras 30.5B, C), rara vez con indicaciones de un sexto; pronoto usualmente separado de la tégula por un hoyo cuticular; cabeza usualmente hipognata **Chrysididae**



Figura 30.3

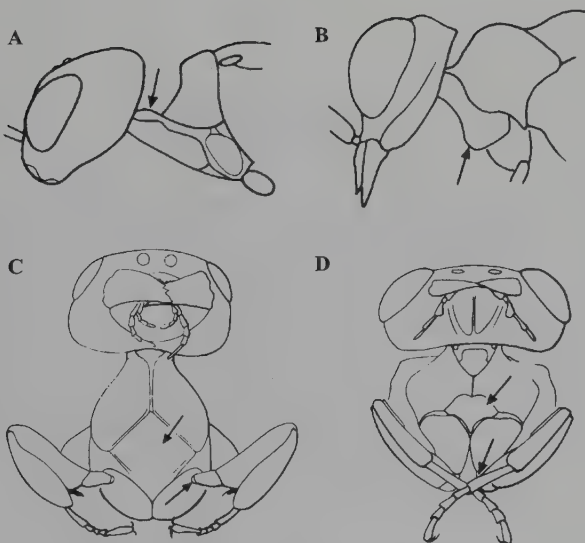


Figura 30.4

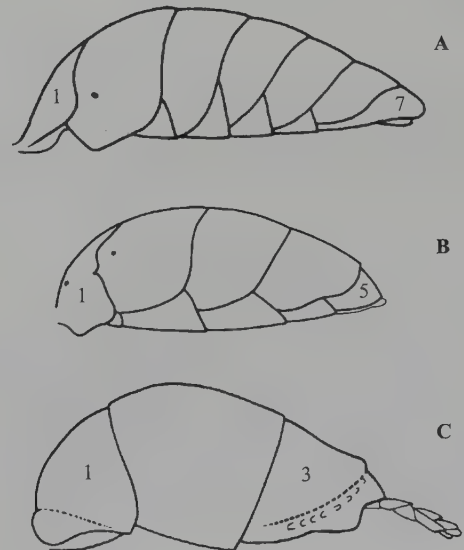


Figura 30.5

Literatura citada

- Azevedo, C. O., J. L. Helmer y E. Morato. 2002. Diversidade de Bethyridae (Hymenoptera) do Parque Nacional da Serra do Divisor, Acre, Brasil e seu uso no plano de manejo e conservação da área. *Acta Amazonica* 32:71-81.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-231.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): the state of the art. *Zoologica Scripta* 28:3-11.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's 1988 data. *Zoologica Scripta* 28:13-50.

CAPÍTULO 31

Familia Plumariidae

D. J. Brothers

Diagnosis

Antena con 13 (rara vez 12) segmentos, cada uno usualmente con sedas erectas largas (algunas veces sedas cortas y decumbentes); pronoto sin reborde anterior o reborde muy reducido. Dimorfismo sexual extremo: macho macrópteros, pronoto vertical, ala anterior con pterostigma muy engrosado y una vena accesoria longitudinal que nace de la celda marginal, ala posterior con al menos dos celdas encerradas por venas tubulares; hembra áptera, cabeza prognata, pronoto horizontal, mesotórax separado del metatórax-propodeo por una constricción ventral y lateral profunda. Figura 31.1



Figura 31.1

Filogenia

La ubicación de Plumariidae en Chrysidoidea, como la familia más basal, fue presentada primero convincentemente por Brothers (1975). Carpenter (1986, 1999), Brothers y Carpenter (1993) y Brothers (1999) confirmaron esta propuesta. Rasnitsyn (1988), Ronquist (1999) y Ronquist *et al.* (1999) concuerdan con estas conclusiones. Roig-Alsina (1994) y Carpenter (1999) analizaron las relaciones filogenéticas de los cinco géneros y hallaron que los dos africanos (*Myrmecopterina* y *Myrmecopterella*) están cada

uno más cercanamente relacionados con un grupo sudamericano que entre sí.

Taxonomía

Hay cinco géneros, tres de ellos en el Neotrópico: *Plumarius*, *Plumaroides* y *Maplurius*. Los dos últimos son monotípicos, pero el primero comprende 15 especies o más. No existen revisiones globales de este grupo a nivel de especie, aunque Nagy (1973) desarrolla claves para varias especies

de *Plumarius*. Evans (1966) describe la primera hembra conocida y la asocia con el género *Plumarius*, sin embargo no existen asociaciones sexuales directas.

Biología y distribución

Machos y hembras son de color pálido a marrón oscuro. Todas las especies conocidas se encuentran en regiones áridas y semiáridas. Por lo general, los machos son nocturnos. No se conoce nada más sobre su biología, pero son, presumiblemente, parasitoides de otros artrópodos, tal vez larvas subterráneas de coleópteros. Janvier (1933, 1967) describe

la larva de un parasitoide de *Trachypus* sp. (Crabronidae), identificada como *Plumarius*, pero esta identificación es refutable puesto que la especie es, con toda probabilidad, un mutílido.

Métodos de recolección

Los pocos y raros especímenes hembra conocidos han sido coleccionados bajo rocas o en trampas de caída. Para su captura, los machos comúnmente son atraídos por la luz (especies nocturnas) o atrapados con trampas Malaise (especies diurnas).

Clave para los géneros neotropicales de Plumariidae (machos)

(Las únicas hembras descritas han sido ubicadas en *Plumarius*)

- 1 Antena sin sedas erectas conspicuas; último tergo metasomal con carena mediana longitudinal prominente *Plumaroides*
- Antena con sedas erectas largas conspicuas en filas ventrales transversas sobre los flagelómeros; último tergo metasomal uniformemente convexo 2
- 2(1) Clípeo estrecho, casi tan ancho como alto; longitud de las sedas erectas sobre los flagelómeros al menos tres veces el ancho del flagelómero; pronoto con collar anterior corto pero distinguible, extremidad ventral estrechamente aguda; ala posterior con celda submediana más de la mitad tan larga como el lóbulo anal (Figura 31.1) *Plumarius*
- Clípeo transversal, al menos dos veces tan ancho como alto; longitud de las sedas erectas sobre los flagelómeros igual al ancho del flagelómero; pronoto sin collar anterior, extremidad ventral redondeada; ala posterior con celda submediana de longitud menor que la mitad de la del lóbulo anal *Maplurius*

Literatura citada

- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J.M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-231.
- Evans, H. E. 1966. Discovery of the female *Plumarius* (Hymenoptera, Plumariidae). *Psyche* 73:229-237.
- Janvier, H. 1933. Étude biologique de quelques Hyménoptères du Chili. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 10:209-356.
- Janvier, H. 1967. Estudio biológico de algunos himenópteros de Chile. *Publicaciones del Centro de Estudios Entomológicos, Facultad de Filosofía y Educación, Universidad de Chile* 9:1-78.
- Nagy, C. G. 1973. Revisionary studies on the family Plumariidae Bischoff (Hymenoptera, Heterogynioidea). *Folia Entomologica Hungarica (S. N.)* 26:255-267.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Roig-Alsina, A. 1994. A new genus of Plumariidae, with notes on the relationships among the genera of the family (Hymenoptera, Chrysidoidea, Plumariidae). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft* 84:91-96.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): the state of the art. *Zoologica Scripta* 28:3-11.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:13-50.

Familia Scolebythidae

D. J. Brothers

Diagnosis

Cabeza redondeada e hipognata oblicuamente; antena con 13 segmentos; pronoto substancialmente horizontal sin reborde anterior, de tal forma que la propleura aparece parcialmente expuesta dorsalmente; prosterno grande, en forma de diamante; ala posterior sin celdas cerradas; pro-trocánter se origina desde la superficie lateral de la procoxa.

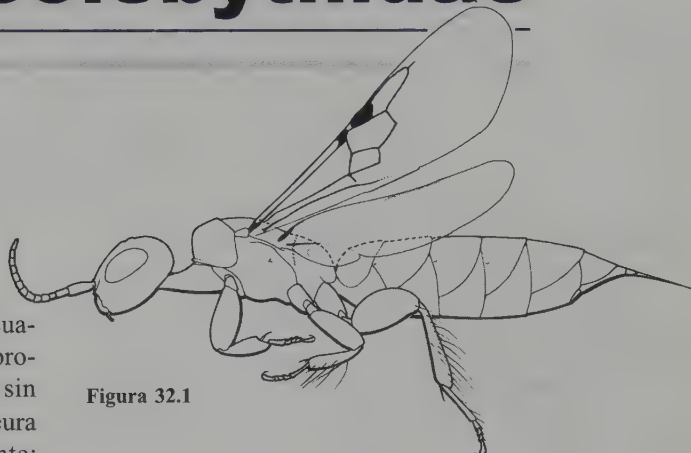


Figura 32.1

Dimorfismo sexual ligero aunque el macho es más pequeño que la hembra; ambos sexos macrópteros.

Filogenia

Brothers (1975) es quien primero confirma la ubicación de Scolebythidae en Chrysidoidea. Se ha considerado que este era el grupo hermano de todas las demás familias de crisidoideos, excepto los Plumariidae basales. Carpenter (1999) analiza las relaciones de los géneros. De la misma forma que para los Plumariidae, este autor encuentra que cada uno de los dos géneros modernos del Viejo Mundo (*Scolebythus* Evans y *Ycaploca* Nagy) está más cercanamente relacionado con un género neotropical que entre sí. Los grupos relativamente más basales son gondwánicos, de modo que la familia puede haberse originado en ese supercontinente.

Taxonomía

Evans (1963) describe la familia. Esta incluye cuatro géneros modernos, dos de los cuales se encuentran en el Neotrópico: *Clystopsenella* (varias especies, aunque solamente una descrita) y *Pristapenesia* (una especie existente, una especie de ámbar dominicano y otra de ámbar báltico). Azevedo

(1999) propone claves para los géneros y las especies. Brothers y Janzen (1999) redescubren las especies de ámbar báltico y colocan a *Dominibythus* como sinónimo menor de *Pristapenesia*.

Biología y distribución

Con base en evidencia circunstancial (Day 1977; Evans, Kugler y Brown 1980; Brothers 1981) y estudios detallados hechos por Melo (2000) sobre la especie neotropical *Pristapenesia stricta* (Azevedo), las larvas son parasitoides idiobiontes gregarios externos de escarabajos perforadores de madera (Coleoptera). Después de agujear a la larva hospedera en su madriguera, la avispa hembra perfora su cutícula y se alimenta de la hemolinfa. Después de unos pocos días la avispa coloca un lote de huevos y las larvas se desarrollan juntas sobre el hospedero, succionando su hemolinfa, e hilando capullos contiguos cuando están maduras. Cada lote incluye un solo macho que emerge primero y se aparea con sus hermanas. Gauld (1995) provee alguna información sobre la fenología de las especies de Costa Rica. Aunque las especies modernas muestran una distribución

aparentemente gondwánica (Costa Rica a Brasil, Sudáfrica, | báltico, francés y dominicano) indican que antiguamente se
Madagascar, Australia y Fiji), los fósiles (de ámbar libanés, | presentaba una ocurrencia mucho más amplia.

Clave para los géneros neotropicales de Scolebythidae

- 1 Ala anterior con celda marginal cerrada por venas tubu- - Ala anterior con celda marginal abierta apicalmente; pri-
lares; primera celda submarginal cerrada ... *Clystopsenella* - mera celda submarginal abierta *Pristapenesia*

Literatura citada

- Azevedo, C. O. 1999. A key to world species of Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea), with description of a new species of *Dominibythus* from Brazil. *Journal of Hymenoptera Research* 8:1-5.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1981. Note on the biology of *Ycaploca evansi* (Hymenoptera: Scolebythidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 44:107-108.
- Brothers, D. J. y J. -W. Janzen. 1999. New generic synonymy in Scolebythidae, with redescription of both sexes of *Pristapenesia primaeva* Brues from Baltic amber (Hymenoptera: Chrysidoidea), pp. 17-26, en: Vrsansky, P. (ed.). *Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow*. 1998. AMBA Projects International, Bratislava.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-231.
- Day, M. C. 1977. A new genus of Plumariidae from southern Africa, with notes on Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Cimbebasia A* 4:171-177.
- Evans, H. E. 1963. A new family of wasps. *Psyche* 70:7-16.
- Evans, H. E., C. Kugler y W. L. Brown, Jr. 1980. Rediscovery of *Scolebythus madecassus*, with a description of the male and of the female sting apparatus (Hymenoptera: Scolebythidae). *Psyche* 86:45-51.
- Gauld, I. D. 1995. The chrysidoid families. Scolebythidae, pp. 468-470, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York & Tokyo.
- Melo, G. A. R. 2000. Biology of an extant species of the scolebythid genus *Dominibythus* (Hymenoptera: Chrysidoidea: Scolebythidae), with description of its mature larva, pp. 281-284, en: Austin, A. D. y M. Downton (eds.). *Hymenoptera: Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood.

CAPÍTULO 33

Familia Sclerogibbidae

M. Olmi

Diagnosis

Dimorfismo sexual extremo: machos siempre macrópteros (Figuras 33.1, 33.2); hembras siempre ápteras (Figura 33.3). Alas anteriores (Figura 33.2, 33.4) membranas y transparentes, sin pterostigma, con las celdas costal (CC), basal (BC), subbasal (SBC), primera submarginal (SMC1) y marginal (MC) encerradas por venas pigmentadas; ocasionalmente las celdas SMC1 y MC están fusionadas y forman una única celda; pocas veces, en adición a las celdas CC, BC, SBC, SMC1 y MC, la primera celda discal (DC1) está también totalmente encerrada por venas pigmentadas (en *Sclerogibba turneri* Cameron 1939 y *S. africana* (Kieffer 1905)). Ala posterior membranosa y transparente, con lóbulo claval, sin lóbulo jugal, y sin celdas ni venas, excepto por la vena costal que es visible sólo en parte. Antenas filiformes (Figuras 33.1-33.3), compuestas por 14-39 segmentos, no geniculadas, articuladas debajo de prominencias anteriores de la cabeza (Figuras 33.2, 33.3); escapo siempre mucho más largo que el pedicelo (Figuras 33.1, 33.2). Carena occipital completa, o incompleta, o débilmente marcada. Tres ocelos presen-

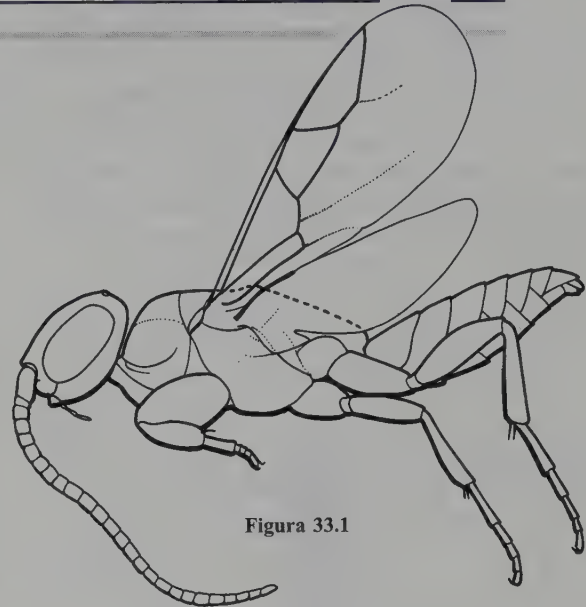


Figura 33.1

tes en todos los machos y en casi todas las hembras (Figuras 33.1, 33.3), mientras que las hembras de *Caenosclerogibba* Yasumatsu 1958, tienen sólo dos ocelos. Hembras con los profémures muy agrandados (Figura 33.3); machos con los profémures ligeramente mas grandes que los de las patas medias y posteriores (Figura 33.1). Hembras con la protibia ancha, con una lámina ventral que cubre parcialmente la cara externa del profémur. Hembras con la meso y metacoxa con una fuerte depresión dorsal, que contiene los trocánteres y fémures. Fórmula de los espolones tibiales 1, 1, 2 o 1, 2, 2.

Biología

La biología de los Sclerogibbidae es poco conocida; son ectoparasitoides de ninfas de Embiidina. Ross (2000) revisa la biología general de la familia. Sin embargo, antes de Ross fueron publicadas algunas contribuciones ocasionales: Ananthasubramanian y

Ananthakrishnan (1959) sobre *Caenosclerogibba longiceps* (Richards 1958) y *Sclerogibba embiidarum* (Kieffer 1913), dos especies asiáticas; Callan (1939, 1952) sobre *Probethylus callani* Richards 1939, una especie neotropical; Shetlar (1973) sobre *Probethylus schwarzi* Ashmead 1902, especie neártica y neotropical; Stefani (1956) sobre *Sclerogibba dissimilis* Stefani 1956 (= *S. magreltii* (Kieffer 1913)), una especie paleártica.

Comentarios

Sclerogibbidae es una familia de amplia distribución en áreas cálidas del mundo. Incluye tres géneros de amplia distribución: *Caenosclerogibba* Yasumatsu, 1958, *Probethylus* Ashmead, 1902 y *Sclerogibba* Riggio y De Stefani-Perez, 1888, y un género fósil, *Pterosclerogibba* Olmi, en ámbar de la República Dominicana. En total, se conocen unas 22 especies en el mundo.

Para la Región Neotropical se han citado (Portuondo 1996; Pentead-Dias y Archterberg 2002; Olmi 2005) las siguientes especies de amplia distribución: *Probethylus callani* Richards 1939 (= *P. mexicanus* Richards 1939) y *P. schwarzi* Ashmead 1902 (= *P. brandaoi* Pentead-Dias y

Achterberg, 2002), presentes en amplias zonas de Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica, incluyendo las islas del Caribe y llegando hasta Argentina (Fernández *et al.* 1996). Así mismo, se conoce también una especie fósil del ámbar de la República Dominicana, *Probethylus poinari*.

Además de *Probethylus*, es posible encontrar en las Américas algunos especímenes de *Sclerogibba*. Estos fueron recolectados cerca de puertos, donde posiblemente sus hospedadores fueron transportados por barcos. Por ejemplo, en la colección de Ross hay depositada una hembra de *Sclerogibba talpiformis* Benoit, 1950 (especie conocida para Asia y África) capturada en Manaos (Amazonas, Brasil).

Revisiones de la familia fueron hechas por Argaman (1988, 1993), pero la revisión más reciente de las especies del mundo fue hecha por Olmi (2005).

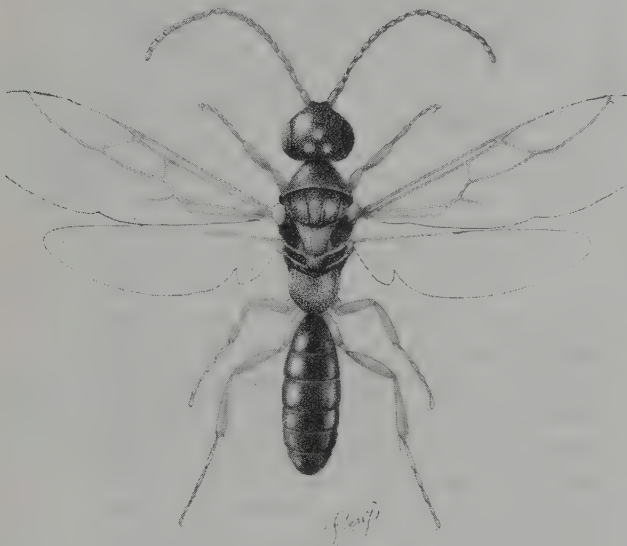


Figura 33.2



Figura 33.3

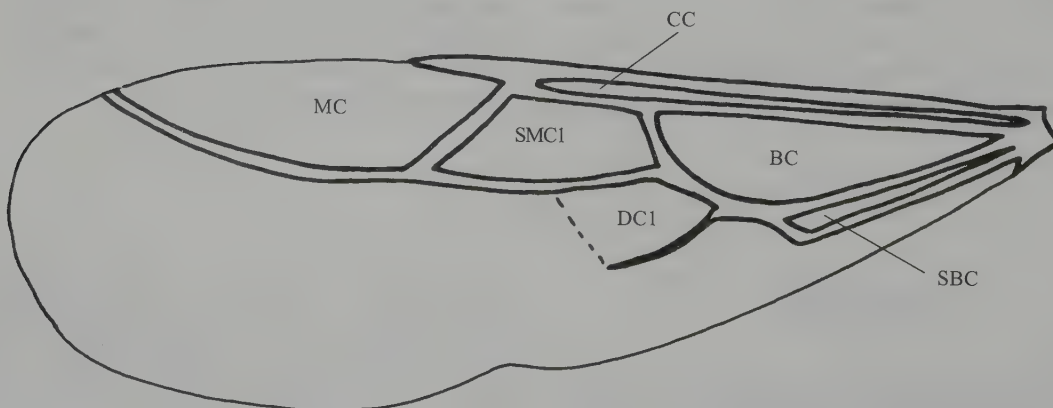


Figura 33.4

Figuras 33.2-33.4: 33.2 *Probethylus callani* Richards: ♂; 33.3 *Probethylus* sp.: ♀; 33.4 Ala anterior de *Probethylus* sp.: ♂.

Literatura citada

- Ananthasubramanian, K. S. y T. N. Ananthakrishnan. 1959. The Biology of *Sclerogibba longiceps* Richards and *Sclerogibba embiidarum* (Kieff.) (Sclerogibbidae: Hymenoptera) parasitic on Embioptera. *Journal of Bombay Natural History Society* 56(1):101-113.
- Argaman, Q. 1988. Generic synopsis of Sclerogibbidae (Hymenoptera). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 80:177-187.
- Argaman, Q. 1993. A taxonomic study of Sclerogibbidae especially from the circumsardinian islands. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale «G. Doria», Genova* 89:537-553.
- Callan, E. McC. 1939. A note on the breeding of *Probethylus callani* Richards (Hymenopt., Bethylidae), an Embiopteran parasite. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 8:223-224.
- Callan, E. McC. 1952. Embioptera of Trinidad with notes on their parasites. *Transactions Ninth International Congress of Entomology* 1:483-489.
- Fernández, F. C., M. A. Rodríguez y G. Ulloa. 1996. The First Record of the Family Sclerogibbidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) from Colombia. *Sphecos* 30:10.
- Olmi, M. 2005. A revision of the world Sclerogibbidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula entomologica (N. S.)* 26-27(39-40):46-193.
- Penteado-Dias, A. M. y C. van Achterberg. 2002. First record of the genus *Probethylus* Ashmead (Sclerogibbidae: Probethylinae) from Brazil, with description of a new species. *Zoologische Mededelingen Leiden* 76:105-107.
- Portuondo, E. 1996. Adiciones nuevas a la himenopterofauna cubana (Ceraphronidae, Megaspilidae, Sclerogibbidae, Embolemidae). *Cocuyo* 5:11-12.
- Ross, E. S. 2000. EMBIA. Contributions to the biosystematics of the insect order Embiidina. Part 1. Origin, relationships and integumental anatomy of the insect order Embiidina. Part 2. A review of the biology of Embiidina. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 149:1-53, 1-36.
- Shetlar, D. J. 1973. A redescription and biology of *Probethylus schwarzi* Ashmead (Hymenoptera: Sclerogibbidae) with notes on related species. *Entomological News* 84:205-210.
- Stefani, R. 1956. Descrizione e osservazioni sulla biologia e sulla larva di un nuovo Sclerogibbino della Sardegna (Hymenoptera-Bethylidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana* 86:130-137.

Familia Embolemidae

M. Olmi

Diagnosis

Dimorfismo sexual poco marcado (en *Ampulicomorpha*) o extremo (en *Embolemus*): machos siempre macrópteros (Figuras 34.1, 34.2); hembras macrópteras (en *Ampulicomorpha*), micrópteras (en *Embolemus*; Figura 34.3), o braquípteras (en *Embolemus*). Alas anteriores con las celdas costal (CC), basal (BC), sub-basal (SBC) y primera discal (DC1) encerradas por venas pigmentadas; primera celda subdiscal (SDC1) no encerrada por venas pigmentadas en machos de *Embolemus* (Figura 34.1), o encerradas por venas pigmentadas en ambos sexos de *Ampulicomorpha* (Figura 34.2); ocasionalmente las celdas DC1 y SDC1 están fusionadas y forman una única celda (en *Ampulicomorpha*); rara vez las celdas DC1 y SDC1 no están encerradas por venas pigmentadas; no obstante, usualmente cuando las celdas DC1 y SDC1 están encerradas por venas, estas están menos pigmentadas que aquellas que encierran a las celdas CC, BC y SBC; vena medial (M) siempre visible y bien pigmentada, pero incompleta; celda marginal (MC) abierta (Figura 34.2). (abreviaturas de celdas como en la Figura 35.1). Alas posteriores (Figuras 34.1, 34.2) membranosas y transparentes, con lóbulo claval, sin lóbulo jugal, sin venas ni celdas, excepto por la vena costal



Figura 34.1

(C). Antenas compuestas por 10 segmentos, articuladas sobre un proceso frontal (Figuras 34.1, 34.3); tórulos antenales alejados del margen superior del clipeo (Figuras 34.1, 34.3); las antenas son siempre mas o menos geniculadas; esta característica es, no obstante, mas visible en las hembras, en las que el segmento antenal 1 es muy largo, mas largo que el segmento 3 (Figura 34.3); en los machos, el segmento antenal 1 es generalmente mas corto, por lo cual solo las antenas de las hembras deberían ser consideradas geniculadas. Tarso frontal de las hembras no quelado (Figura 34.3). Carena occipital completa. Ocelos presentes (en ambos sexos de *Ampulicomorpha* y en machos de *Embolemus*; Figuras 34.1, 34.2) o ausentes (en hembras de *Embolemus*; Figura 34.3). Pronoto con los tubérculos posteriores tocando las tégulas (Figuras 34.1, 34.3); en vista dorsal la propleura está oculta. Fórmula de los espolones tibiales 1, 2, 2.

Biología

La biología de los Embolemidae es poco conocida; los únicos estudios referidos a esta temática son los de Bridwell

(1958) y Wharton (1989), ambos referidos a la especie neártica *Ampulicomorpha confusa* Ashmead. De acuerdo con estos autores, en los EEUU los hospederos son ninfas de *Epiptera floridiae* (Walker) (Achilidae). Krombein (1979) menciona que otro hospedero podría ser *Epiptera pallida*

(Say). Ambas especies hospederas viven debajo de la corteza de troncos y raíces de coníferas caídas, donde se alimentan de las hifas de hongos. En Virginia, las plantas hospederas son *Pinus rigida* Mill. y *virginiana* Mill. (Bridwell 1958), y en Texas son diferentes especies de *Pinus* (Olmi 1995a). Como en los Dryinidae, las hembras de *Ampulicomorpha confusa* Ashmead persiguen a sus hospederos; las ninfas saltan cuando se ven acorraladas, pero las estrechas distancias existentes debajo de la corteza no les permite escapar fácilmente. Ni Bridwell ni Wharton explican cómo los embolémidos capturan a sus hospederos. Se infiere que, como en las hembras sin quela de los Dryinidae (Aphelopinae), las hembras de *A. confusa* capturan al hospedero con las patas anteriores y medias, ayudándose con las mandíbulas. Una vez apresadas, las ninfas quedan inmovilizadas y la avispa se ubica con su abdomen doblado por debajo del cuerpo presionándolo firmemente con su superficie ventral, acción que le permite agujonearla en un punto cercano a la línea media ventral, entre las patas traseras (Bridwell 1958).

Es probable que los Embolemidae presionen y/o claven sus mandíbulas en el cuerpo del hospedero para inmovilizarlo o para consumir hemolinfa y/o tejidos. Aun no es claro si éstas avispas son depredadoras y consumen de sus hospederos. Al mismo tiempo, las avispas agujonean a los hospederos para paralizarlos o para depositar sus huevos. De acuerdo con Wharton (1989), después de la oviposición, las ninfas del hospedero comienzan a mostrar en su flanco sacos sobresalientes entre el segundo y tercer segmento abdominal. Estos sacos «son idénticos en apariencia a los producidos por las larvas de drínidos sobre sus homópteros hospederos» y «son, en efecto, exuvias de las larvas del embolémido, como se puede verificar por la fila de espirá-

culos presentes a los lados del saco» (Wharton 1989). En el saco, la cabeza de la larva del embolémido está totalmente enterrada en el cuerpo del hospedero, y está plegada en el saco (es «cyphosomatic»). Después de dos semanas, la larva del embolémido abandona al hospedero y teje un capullo sobre la corteza. El capullo se compone de una sola capa de seda. La larva madura de *A. confusa* fue descrita por Wharton (1989). De acuerdo con la descripción del ciclo de vida de *A. confusa*, su biología es muy similar a la de los Dryinidae.

Para otras regiones, incluyendo la Región Neotropical, la biología de los embolémidos es totalmente desconocida. En Europa, donde sólo se conoce la especie *Embolemus ruddii* Westwood, los registros de ocurrencia de sus adultos son numerosos, pero las observaciones biológicas son escasas. Parecería probable que en Europa los hospederos de *E. ruddii* no sean ninfas de Achilidae sino de Cixiidae.

Los registros de las hembras micrópteras de *Embolemus ruddii* Westwood muestran, en efecto, que estas esquivas avispas son con frecuencia halladas en nidos de hormigas o topos. En algunos casos, estos nidos están ubicados en zonas boscosas por lo cual en ellos se pueden encontrar raíces de árboles con colonias de Achilidae. En otros casos, las hembras son encontradas debajo de piedras entre pastizales, alejadas de árboles (sitios donde viven las ninfas subterráneas de Cixiidae). No obstante, la presencia de las hembras de *E. ruddii* en esos ambientes no tiene aún una explicación. De acuerdo con Emelyanov (en Rasnitsyn y Matveev 1989) en la localidad típica de *Ampulicomorpha thauma* Rasnitsyn y Matveev (= *Ampulicomorpha hachijoensis* Hirashima y Yamagishi) es imposible que vivan especies de Achilidae, y piensa que los hospederos de *A. thauma* son ninfas subterráneas de Cixiidae.



Figura 34.2

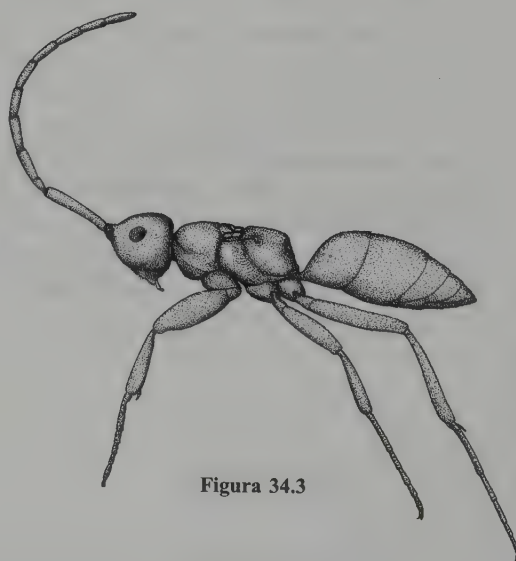


Figura 34.3

Figuras 34.2-34.3: 34.2 *Ampulicomorpha schajovskoyi* De Santis y Vidal Sarmiento: ♂; 34.3 *Embolemus* sp.: ♀.

Comentarios

Embolemidae es una familia con amplia distribución que incluye tres géneros y 39 especies, además de cinco especies fósiles. Los tres géneros son: *Ampulicomorpha* Ashmead, 1893; *Baissobius* Rasnitsyn, 1975 y *Embolemus* Westwood, 1833. El género fósil *Baissobius* incluye tres especies del Cretáceo inferior de Mongolia Central (cerca de 119-125 millones de años) y Transbaikalia (con 138-144 millones de años). *Ampulicomorpha* y *Embolemus* también incluyen dos especies fósiles del ámbar báltico (*A. succinalis* Brues, 1933 y *E. breviscapus* Brues, 1933, con unos 40 millones de años de antigüedad).

En la Región Neotropical, la familia incluye 15 especies: *Ampulicomorpha costaricana* Olmi, 1999 (Costa Rica); *A. gilli* Olmi, 1997 (Venezuela); *A. schajovskoyi* De Santis y Vidal Sarmiento, 1977 (Argentina); *A. suavis* Olmi, 1997 (Costa Rica); *A. wilkersoni* Olmi, 1997 (Colombia); *Embolemus andersoni* Olmi, 1997 (Guatemala); *E. angustipennis* (Kieffer, 1912) (Bahamas, Barbados, Costa Rica, Colombia, Bolivia, Chile y Argentina); *E. bestelmeyeri* Olmi, 1997 (Argentina); *E. boraceia* Amarante, Brandão y Carpenter,

1999 (Brasil); *E. cocoensis* Olmi y Portuondo Ferrer, 2003 (Cuba); *E. kheeli* Olmi (2004) (República Dominicana); *E. nearcticus* (Brues, 1922) (EEUU, Canadá, México, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Cuba, Colombia y Brasil); *E. neotropicus* Olmi, 1995 (Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador y Brasil); *E. ogloblini* Olmi, 1997 (Colombia, Paraguay y Argentina); *E. stangei* Olmi, 1995 (México, Honduras, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela); *E. subtilis* Olmi, 1995 (República Dominicana, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Bolivia, Perú y Brasil).

De acuerdo con van Achterberg y Kats (2000) *Ampulicomorpha* es sinónimo junior de *Embolemus*, por lo cual todas las especies vivientes de Embolemidae corresponderían a un sólo género. No obstante, esta sinonimia aun está en debate (Olmi y Portuondo Ferrer 2003) debido a que la separación entre los dos géneros nombrados no es difícil y los pocos casos que presentan dificultad no son suficientes para dejar de mantener la separación de los dos géneros. Olmi (1995a, 1995b, 1997, 1998) revisa la taxonomía del grupo. Amarante et al. (1998) describen una especie de Brasil; Cambra (2001) registra la familia para Panamá y De Santis y Vidal Sarmiento (1977) tratan la fauna argentina.

Literatura citada

- Achterberg, C. van y R. J. M. van Kats. 2000. Revision of the Palaearctic Embolemidae (Hymenoptera). *Zoologische Mededelingen Leiden* 74:251-269.
- Amarante, S. T. P., C. R. Brandão y J. M. Carpenter. 1998. A new species of *Embolemus* Westwood from the Mata Atlántica of Brasil (Hymenoptera: Embolemidae). *American Museum Novitates* 3266:1-7.
- Bridwell, J. C. 1958. Biological notes on *Ampulicomorpha confusa* Ashmead and its fulgoroid host. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 6(1):23-26.
- Cambra, R. A. T. 2001. Primer registro de la familia Embolemidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) para Panamá. *Tecnociencia* 3(2):109-113.
- De Santis, L. y J. A. Vidal Sarmiento. 1977. Nuevos embolémidos de la República Argentina. *Provincia de Buenos Aires, Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Informe, La Plata* 18:1-12.
- Krombein, K. V. 1979. Embolemidae, p. 1251, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*, 2. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Olmi, M. 1995a. A revision of the world Embolemidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Frustula Entomologica* (N. S.) 17(31):85-146.
- Olmi, M. 1995b. Dryinids and Embolemids in amber (Hymenoptera, Dryinidae et Embolemidae). *Redia* 78:253-271.
- Olmi, M. 1997. A contribution to the knowledge of the Embolemidae and Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura II* 29(2):125-150.
- Olmi, M. 1998. New Embolemidae and Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Frustula Entomologica* (N. S.) 31(34) 1997:1-90.
- Olmi, M. 2004. *Embolemus kheeli*: a new species of Embolemidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) from the Dominican Republic. *Zootaxa* 500:1-6.
- Olmi, M. y E. Portuondo. 2003. A new species of *Embolemus* from Cuba (Hym., Embolemidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 139:135-137.
- Rasnitsyn, A. P. y D. G. Matveev. 1989. First Palaearctic representative of the genus *Ampulicomorpha* Ashmead. *Revue d'Entomologie de l'URSS (Entomologicheskoe Obozrenie)* 68(3):657-661.
- Wharton, R. A. 1989. Final instar larva of the Embolemid wasp *Ampulicomorpha confusa* (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 91(4):509-512.

CAPÍTULO 35

Familia Dryinidae

M. Olmi y E. Virla

Diagnosis

Tamaño pequeño, desde 0.9 a 5 mm, y en algunos casos el porte alcanza los 13 mm; coloración mayormente negra, castaña o testácea. Escultura del tegumento variable (lisa, granulosa, rugosa, punteada, estriada, etc.) y en su estudio se sigue la nomenclatura propuesta por Eady (1968).

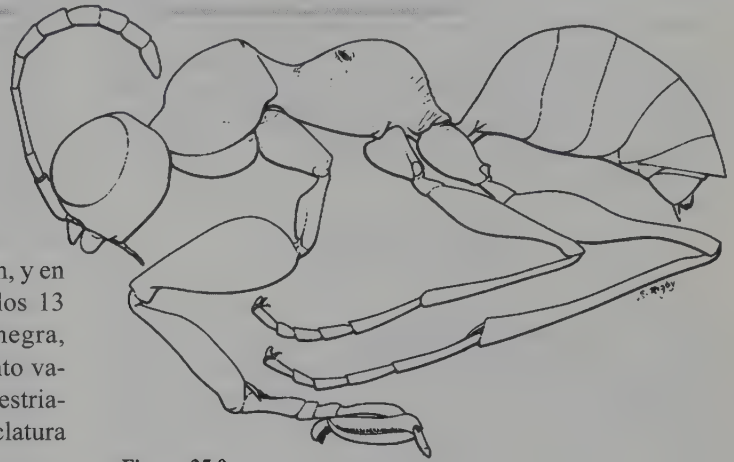


Figura 35.0

Cabeza

Antenas con 10 flagelómeros e insertas cerca del clipeo o a veces tocándolo. Frente amplia que puede o no ser excavada; antenas generalmente clavadas en las hembras y filiformes en los machos; en contados casos, las antenas de las hembras son filiformes. Solo en hembras de Apodryininae y de Plesiodryininae existen especies con antenas geniculadas, mientras que en algunos machos de *Anteon* Jurine y *Crovettia* Olmi las antenas son pectinadas. Carena occipital ausente o presente, y en este último caso puede ser completa o no. Ojos compuestos de tamaño importante; ocelos generalmente presentes y bien distinguibles, sólo ausentes en hembras de Apodryininae y Plesiodryininae.

Mesosoma

Generalmente el pronoto tiene el reborde anterior bien desarrollado, lo cual no permite ver la propleura en vista dorsal, salvo en las hembras más evolucionadas de Gonatopodinae y Dryininae, en las cuales las propleuras son claramente visibles; ápice posterolateral del pronoto puede o no tocar las tégulas (Figuras 35.16 y 35.17). Alas anteriores membranosas y transparentes, con 1-3 celdas completamente

cerradas por nervaduras pigmentadas (CC, BC, SBC); en pocas ocasiones la celda SDC1 puede estar también encerrada por nervaduras pigmentadas (Figura 35.1); celda marginal muy pocas veces cerrada. Alas posteriores membranosas y transparentes, carentes de celdas y nervaduras, a excepción de la nervadura costal que es visible sólo parcialmente en su tramo proximal; con la región anal bien representada y el lóbulo jugal ausente. Espolones tibiales de las hembras 1-0-1, 1-0-2, 1-1-1 o 1-1-2; espolones tibiales de los machos siempre 1-1-2. Dimorfismo sexual moderado o muy pronunciado: machos macrópteros o raras veces braquípteros, con protarsos simples y nunca modificados; hembras macrópteras, braquípteras o ápteras con el protarso transformado en «quelas» o «pinzas» (Figura 35.5); sólo en las hembras de Aphelopinae los protarsos no están modificados (Figura 35.7). Propodeo con escultura diferente y a veces con carenas características en su parte posterior, con importancia a nivel específico.

Gáster

Estigmas respiratorios a los lados de los tergos. Genitales femeninos sin importancia sistemática: compuestos por tres pares de valvas y dos escleritos basales. El segundo valvifer

(o segunda gonocoxa según Olmi 1994a) está dividido mediante una articulación en dos regiones: una dorsal y otra dorsoventral. Esta característica es considerada una apomorfía para los Chrysidoidea (Carpenter 1986). Genitales masculinos constituidos por un par de parámetros (o gonoforceps sensu Olmi 1984) unidos internamente con las volsellae (constituidas por lóbulos basales y dorsales) que envuelven al edeago o pene, de posición mediada; los parámetros pueden presentar procesos membranosos (Figura 35.6).

La morfología y diversos aspectos de la biología de los Dryinidae ha sido profusamente tratada por Olmi (1984, 1994a, 1999a) por lo cual se invita a consultar dichas contribuciones.

Filogenia

Durante las últimas décadas algunos autores han realizado estudios referidos a la filogenia de la superfamilia Chrysidoidea, entre ellos Brothers (1975, 1999), Carpenter (1986, 1999) y Brothers y Carpenter (1993). Carpenter (1999) presenta a los Dryinidae como el grupo hermano de Embolemidae, y ambas familias como grupo hermano de Sclerogibbidae.

Las relaciones filogenéticas al interior de la familia son prácticamente desconocidas y existe una serie de problemas que deben ser resueltos antes de estudiar estas relaciones con seriedad. Carpenter (1999) exploró las relaciones genealógicas entre las diferentes subfamilias y quedan varias de ellas sin resolver filogenéticamente.

La disparidad de información que provee el marcado dimorfismo sexual presente en la familia, con la consiguiente dificultad para asociar la hembra de una especie a su macho, y la gran uniformidad de caracteres observados en los machos tanto a nivel específico como supraespecífico, son los primeros inconvenientes a encarar. Ambos sexos han evolucionado de manera separada y la taxonomía actual está basada principalmente en las hembras. Olmi (1999a) señala como punto de partida que el carácter morfológico que más caracteriza a la familia, al menos macroscopicamente, es la presencia de «quelas» en las patas anteriores de las hembras, en muchos de sus representantes. Los dos brazos de la quela son el resultado de la transformación de una de las uñas y del quinto tarsómero. Los Aphelopinae, cuyas hembras carecen de esta adaptación, representan una situación originaria primitiva (plesiomórfica) respecto a las otras subfamilias que presentan la adaptación secundaria (apomorfa) con la presencia de patas queladas. Esta evidente adaptación de las hembras responde a su necesidad de adecuarse y capturar al hospedero; Olmi (1994a) realiza la descripción de un posible recorrido adaptativo basado en caracteres de las hembras de la familia.

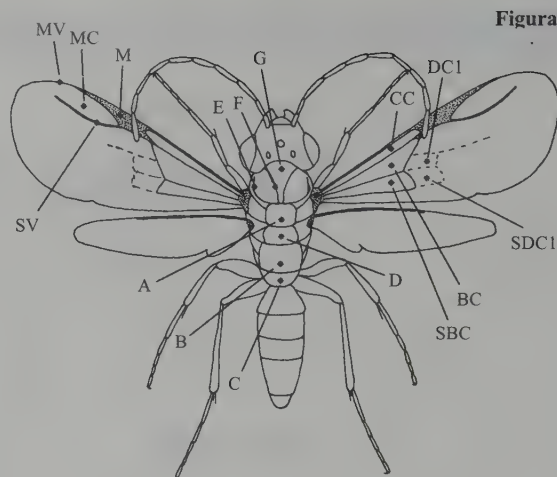


Figura 35.1

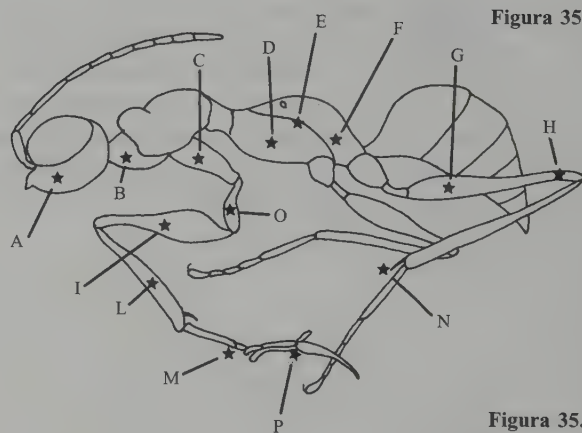


Figura 35.2



Figura 35.3

Figuras 35.1-35.3: 35.1 Macho de *Gonatopus* sp. A = escudelo; B = región dorsal del propodeo; C = región posterior del propodeo; D = metanoto; E = parapsides; F = notaulices; G = escudo; CC = celda costal; BC = celda basal; SBC = celda sub-basal; DC1 = primera celda discal; SDC1 = primera celda subdiscal; M = pterostigma; MC = celda marginal; MV = radio; SV = vena estigmal. Longitud: 2.5 mm; 35.2 Representación de una hembra áptera de *Gonatopus* sp. A = mejilla; B = propileura; C = coxa; D = mesopleura; E = sutura meso-metapleurale; F = metapleura; G = clava del fémur; H = pecíolo del fémur; I = fémur; L = tibia; M = tarsos; N = espolón tibial; O = trocanter; P = quela. Longitud: 3.0 mm; 35.3 Representación de una hembra de *Dryinus* sp. A = escapo; B = pedicelo; C = flagelo; D = collar posterior del pronoto; E = gáster; F = región o lóbulo anal del ala posterior. Longitud: 4.0 mm.

Taxonomía

Es una familia cosmopolita que cuenta con aproximadamente 1.500 especies descritas, agrupadas en 41 géneros y 11 subfamilias: Aphelopinae, Conganteoninae, Anteoninae, Palaeoanteoninae, Bocchinae, Dryininae, Transdryininae, Plesiodryininae, Laberitinae, Gonatopodinae y Apodryininae.

En la Región Neotropical, las subfamilias representadas son seis: Aphelopinae, Anteoninae, Bocchinae, Dryininae, Gonatopodinae y Apodryininae, y comprenden 22 géneros y 449 especies. El conocimiento acerca del número de especies de la familia en la región es desigual: Costa Rica (148), Brasil (137) y Argentina (122) son los países con más especies conocidas, aunque los números bajos en países como Colombia, Venezuela o Perú se deben interpretar más como falta de muestreo que como poca representatividad del grupo (Olmi *et al.* 2000).

Los conocimientos sistemáticos disponibles sobre la fauna neotropical se basan en los aportes de Walker (1837), Cameron (1888), Ashmead (1894); Dalla Torre (1898), Kieffer (1904, 1905a,b, 1906, 1907, 1909, 1911a,b, 1912, 1913, 1914), Bruch (1915), Fenton (1927), Ogloblin (1932, 1938, 1950, 1953), Janvier (1933), Arlé (1935), Evans (1969), De Santis y Vidal Sarmiento (1974), Olmi y Virla (1993), Virla y Olmi (1994), Virla (1997, 1998, 2001), y principalmente por los trabajos de Olmi (1984, 1986, 1987a,b,c, 1989, 1992a,b,c,d, 1993a,b, 1994a,b, 1995a,b, 1996a,b, 1997, 1998a,b, 1999b,c,d).

Biología y distribución

Los drínidos son parasitoides koinobiontes e hipermetábolos que se desarrollan mayormente como ectoparasitoides de Hemiptera Cicadomorpha y Fulgoromorpha y mayormente de las familias Cicadellidae, Delphacidae o Flatidae; sólo el género *Crovettia* (Aphelopinae) es totalmente endoparasitoide y, hasta donde se conoce, poliembriónico. Los machos son escasos, y la reproducción puede ser bisexual (biparenteral) o partenogenética (existen casos tanto de telioquía como de arrenotoquía).

Guglielmino y Olmi (1997) listaron las relaciones conocidas con sus hospederos a escala mundial. Se los encuentra desde el nivel del mar hasta en alturas superiores a los 3.000 metros, y existen registros de drínidos capturados en los 71° de latitud Norte y en proximidad a los 49° de latitud Sur.

Los adultos de Dryinidae se alimentan de sustancias azucaradas, en especial del melado producido por sus hospederos. Las hembras con protarsos quelados se alimentan de tejidos y hemolinfa de sus hospederos practicando el comportamiento que la literatura anglosajona define como

Figura 35.4

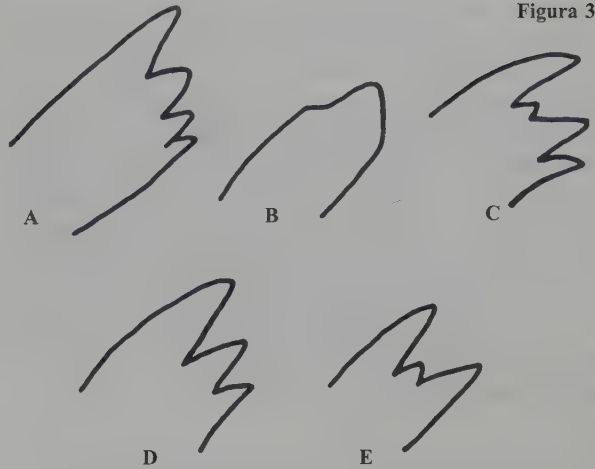


Figura 35.5

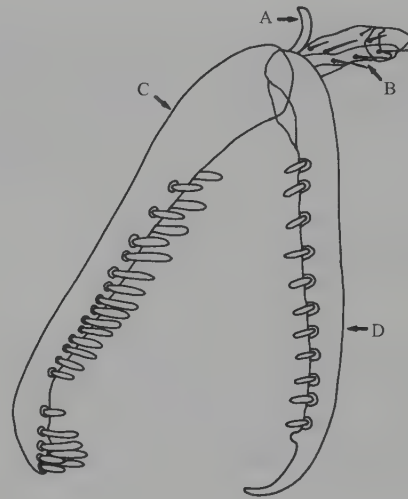
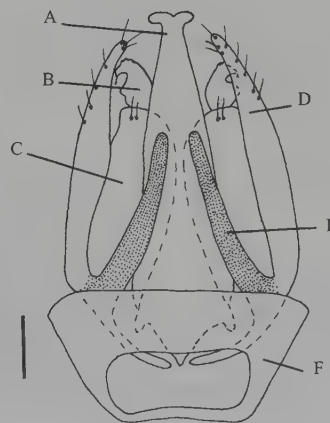


Figura 35.6



Figuras 35.4-35.6: 35.4 Diferentes clases de mandíbulas en los Dryinidae; 35.5 Partes de la «quela» de un drínido: A = uña rudimentaria; B = arolio; C = quinto tarsómero; D = uña agrandada; 35.6 Representación esquemática de la genitalia masculina de *Gonatopus* sp. A = aedeago o pene; B = lóbulo distal de la volsella; C = lóbulo basal de la volsella; D = parámero; E = proceso dorsal del parámero; F = anillo basal. Escala: 0.04 mm.

«host-feeding»; desde el punto de vista aplicado, esta actividad es muy importante dado que se comportan como eficientes depredadoras y, de este modo, contribuyen a reducir las poblaciones de sus hospederos en igual medida que el parasitoidismo, o a veces con tasas superiores.

Si bien los Dryinidae están clasificados dentro de los Aculeata, su ovipositor es utilizado para la oviposición. Los huevos son ubicados en diversas regiones del cuerpo del hospedero, según la subfamilia a la cual pertenezca el driínido.

Diversos aspectos del desarrollo postembrionario de la familia han sido compendiados por Olmi (1994a, 1999a), a modo ilustrativo mencionamos de manera resumida los tres tipos mejor conocidos:

Género *Aphelopus* (Aphelopinae)

El desarrollo es monoembriónico; el huevo es colocado en el hemoscele de ninfas de Typhlocybinae (Cicadellidae) y la larva recién emergida es totalmente endófaga, pero al pasar al segundo estadio parte de su cuerpo asoma a través de la herida producida por el ovipositor y comienza a ser parcialmente ectófaga. La larva está completamente separada de la hemolinfa por una membrana conocida como «*trophamnion*», a través de la cual respira y se nutre. Las tráqueas, que no son funcionales, están llenas de líquido.

A medida que se desarrolla, las exuvias de la larva van cubriendo la parte externa de su cuerpo formando un «saco» fácilmente distinguible en el cuerpo del hospedero adulto y que se conoce con el nombre de «*thylacium*» (el cual es apreciable cuando el hospedero llega al estado adulto). La larva madura (de quinto estadio) es himenopteriforme, y momentos antes de abandonar a su hospedero penetra en su interior y devora todos los tejidos dejando sólo la cutícula. Finalmente, la larva abandona al hospedero a través del *thylacium* y, con movimientos peristálticos del cuerpo, se dirige al suelo donde pupa construyendo un fino capullo.

Género *Crovettia* (Aphelopinae)

El desarrollo es totalmente endófago y poliembriónico (único caso de poliembriónia conocido entre los Aculeata). Solo se conoce la biología de *Crovettia theliae* (Gahan), una especie neártica que parasitoidiza al membrácido *Thelia bimaculata* Fabr.

Las hembras depositan el huevo en la membrana intersegmental. El embrión se divide dando origen hasta a unas 70 larvas, cada una de ellas totalmente cubiertas por un *trophamnion*. Una vez que las larvas alcanzan la madurez, escapan del cuerpo del hospedero a través de heridas produ-

cidas con sus mandíbulas en los esternitos abdominales, pupando luego en el suelo en capullos de seda.

Gonatopodinae y Dryininae

Al capturar a sus potenciales hospederos las hembras se ayudan con sus patas queladas, sujetándolas de manera firme para inyectar una sustancia que les provoca una breve parálisis; los pocos minutos durante los que los hospederos están «adormecidos» son suficientes para que las hembras practiquen «host-feeding» o depositen un huevo. La mayoría de los reportes coinciden en que una vez parasitoidizadas las ninfas del hospedero, éstas son incapaces de mudar.

Los huevos son ubicados en la herida producida por el ovipositor en la membrana intersegmental (mayormente entre dos escleritos abdominales), por lo cual una parte del mismo queda inmersa en el celoma del hospedero. Al momento de emerger la larva de primera edad, la parte anterior de la misma se encuentra en contacto con el hemocelo y la posterior con el exterior. La respiración es traqueal y en la parte anterior de la cabeza son visibles dos vesículas ovales o «lóbulos» cuya función no ha sido aun aclarada.

A medida que la larva se desarrolla y muda, las viejas exuvias se van superponiendo a los lados de la parte del cuerpo de la larva que está en el exterior del hospedero, conformando un «saco larvario» de coloración generalmente oscura (variable según el hospedero). Se han reportado cuatro y cinco estadios larvales, según las especies.

Al igual que en *Aphelopus* la larva madura, himenopteriforme y con mandíbulas bien desarrolladas, consume la totalidad de los tejidos del hospedero y lo abandona a través del saco larvario para construir su capullo ya sea en el suelo o sobre la superficie del vegetal donde se estaba alimentando el hospedero. El capullo es característico ya que está formado por dos capas de seda.

La morfología, tanto interna como externa, de las larvas de Dryinidae no ha sido objeto de muchos estudios (Fenton 1918; Ponomarenko 1975, entre otros), pero recientemente se está prestando mayor atención a estos aspectos (Carcupino *et al.* 1998; Guglielmino y Virla 1998; Virla y Mangione 2000; Guglielmino 2002; Guglielmino y Bückle 2003; Mangione y Virla 2004).

La presencia de larvas de Dryinidae induce cambios morfo y fisiológicos en sus hospederos, los cuales son más evidentes cuando el hospedero es afectado en estado de ninfa y la muda no es bloqueada (como en los Aphelopinae); diversos autores tratan el tema en profundidad (Giard 1889; Buyckx 1948, entre otros).

Las especies de Dryinidae son por lo general bi o multivoltinas, según la región en la que habiten. Las épocas

desfavorables las afrontan dentro del capullo ya sea como prepupa o pupa; son pocas las especies que hibernan, en zonas de climas templados, como larvas de primera edad en el cuerpo de sus hospederos. Se conocen también reportes de especies con quiescencia estival.

La dispersión depende mas de sus hospederos que de ellos mismos, dado que no son muy buenos voladores; la habilidad migratoria de muchos Cicadomorpha y Fulgoromorpha es bien conocida (Kitamura y Nishikata 1987; Watanabe *et al.* 1990).

Muchos driínidos, especialmente las hembras ápteras, se asemejan a hormigas; este mimetismo les permite acercarse a sus hospederos, que son atendidos por Formicidae, sin llamar la atención de la víctima ni de sus «guardianes». Para más detalles ver los aportes de Perkins (1905), Olmi (1984, 1994a, 1999a) y Debandi y Roig-Junet (1999).

Diversos autores han realizado aportes sobre aspectos biológicos de los driínidos neotropicales: Quezada (1979), Hernández y Bellotti (1984), De Santis *et al.* (1988), Vega (1989a,b), Vega y Barbosa (1990), Abril Ramírez (1992), Virla (1992, 1994, 1995), Moya Raygoza (1993), Moya Raygoza y Trujillo Arriaga (1993a,b) y Virla y Olmi (1997), entre otros.

La carencia de estudios relativos a estas avispas se evidencia al momento de analizar los conocimientos relacionados con su desarrollo, morfología de sus estados inmaduros, comportamiento, evolución, relación con los hospederos, importancia en los diferentes ecosistemas, etc. Olmi *et al.* (2000) señalan que el 80.4 % de las 449 especies citadas para el Neotrópico se conocen sólo a partir de uno de los sexos, y las relaciones con sus hospederos son prácticamente desconocidas.

Paleontología

Todos los drínidos fósiles conocidos fueron hallados en ámbar. Olmi (1999a) brinda un listado de todos los fósiles conocidos para la familia y menciona para el Neotrópico a las siguientes especies:

Ámbar de la República Dominicana

(Edad: 15-40 millones de años)

Aphelopinae: *Aphelopus poinari* Olmi 1998; Bocchinae: *Bocchus vetustus* Olmi 1989; Dryininae: *Dryinus palaeodominicanus* Currado y Olmi 1983, *Dryinus grimaldii* Olmi 1995, *Dryinus hymenaeaphilus* Olmi 1995, *Dryinus vetustus* Olmi 1995, *Dryinus poinari* Olmi 1998, *Dryinus priscus* Olmi 1998, *Dryinus pristinus* Olmi 1998, *Pseudodryinus sucinus* (Olmi 1987), *Thaumatomydryinus miocenicus* Olmi 1995, *Harpactosphecion sucinum* (Olmi 1987) y *Harpactosphecion scheveni* Olmi, en prensa.

Ámbar de Chiapas (México)

(Edad: 22-26 millones de años)

Dryinus palaeomexicanus Olmi 1995 (Dryininae).

Salvo por once especies fósiles —*Burmanteon olmii* Engel, *Cretodryinus zherichini* Ponomarenko, *Laberites polonicus* Ponomarenko, *Palaeodryinus groehni* Olmi y

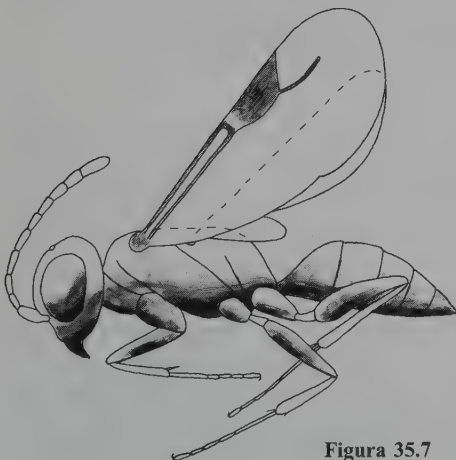


Figura 35.7



Figura 35.8

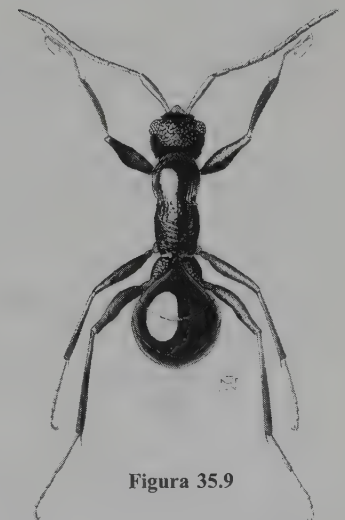


Figura 35.9

Figuras 35.7-35.9: 35.7 *Aphelopus* sp.: ♀; 35.8 *Pareucamptonyx zulianus* (Olmi): ♀; 35.9 *Apodryinus masneri* Olmi: ♀.

Bechly, *Palaeoanteon janzeni* Olmi, *Janzenia baltica* Olmi, *Harpactosphencion deletum* (Brues), *Harpactosphencion filicorne* (Brues), *Harpactosphencion gracile* (Brues), *Harpactosphencion succinum* Olmi, *Harpactosphencion scheveni* Olmi— que pertenecen a géneros extintos, el resto de los fósiles conocidos pertenecen a géneros representados en la actualidad y tienen características muy similares a las especies actuales (Olmi 1999a,e y Olmi y Bechly 2001).

Aspectos biogeográficos

Por tener géneros con distribución prácticamente mundial, la familia parece no presentar mayor interés biogeográfico. Sería poco serio formular especulaciones biogeográficas si se tiene en cuenta que la mayoría de sus especies se conocen solo a través de unos pocos ejemplares y han sido capturados en pocas localidades.

La subfamilia Apodryininae tiene una evidente distribución gondwánica con representantes en el sur de Argentina y Chile, en Australia y Madagascar. El género *Deinodryinus* es un grupo posiblemente originario de la Región Neotropical, donde viven 104 especies, pero presumiblemente con una distribución gondwánica dado que se conocen también especies de África (5), Madagascar (9), India (2), Australia (2) y Asia meridional (7); las cuatro especies neárticas, una especie del norte de África y un fósil del ámbar báltico podría ser resultado de una radiación más reciente.

Enemigos naturales

Las poblaciones de Dryinidae son afectadas por himenópteros parasitoides de las familias Encyrtidae, Diapriidae,

Ceraphronidae, Chalcididae y Pteromalidae (Olmi 1984; Delvare y Bouček 1992). En Argentina se conocen tres especies de encirtidos: *Cheiloneurus bonariensis* De Santis, *Ch. cupreicollis* Ashmead y *Helegonatopus pseudophanes* Perkins, las cuales afectan especies de Gonatopodinae (De Santis *et al.* 1988; De Santis y Virla 1991). Uno de los autores (Olmi) obtuvo ejemplares de *Ch. sp.* cercana a *gonatopodis* y *H. pseudophanes* atacando a *G. flavoides* Olmi 1993 (= *Pseudogonatopus flavus*) en Ecuador (Abedrabbo *et al.* 1990).

Importancia económica

Sus hospederos son en muchos casos especies plaga de la agricultura, por lo cual los driínidos son considerados insectos benéficos. Pero los porcentajes de parasitoidismo por Dryinidae son bajos (1 a 3 %) y raramente afectan a más del 10 % de la población hospedera. Es importante destacar que, dentro de todos los parasitoides de ninfas y adultos de Cicadomorpha y Fulgoromorpha, ésta familia presenta las especies con el mejor perfil para ser empleadas como agentes de biocontrol; su doble papel, como depredadores y parasitoides, los lleva a ser organismos interesantes al planificar liberaciones inoculativas.

Diversas especies de Dryinidae han sido utilizadas en programas de control biológico. En Hawaii, durante 1906 y 1907, se introdujeron las especies *Pseudogonatopus hospes* R. Perkins (= *Gonatopus nigricans* (R. Perkins)) y *Haplogonatopus vitiensis* (R. Perkins) desde China y las Islas Fiji respectivamente, para el control de *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy (Delphacidae), especie que afectaba cultivos de caña de azúcar. Esta experiencia falló, aparentemente, pues en los años posteriores se ingresaron accidentalmente en las islas algunos hiperparasitoides, entre ellos *Cheiloneurus americanus* (R. Perkins) (Williams 1931).

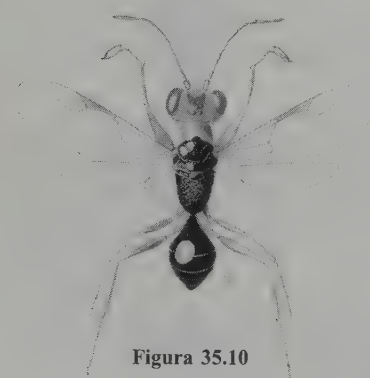


Figura 35.10

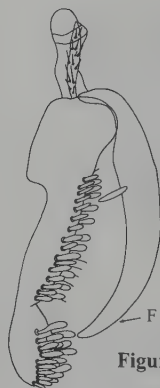


Figura 35.11

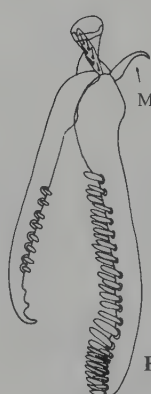


Figura 35.12



Figura 35.13

Figuras 35.10-3.13: 35.10 *Metanteon aerias* (Walker): ♀; 35.11 Quela de *Deinodryinus colombianus* Olmi; F = uña agrandada; 35.12 Quela de *Dryinus opacifrons* Olmi (M = uña rudimentaria); 35.13 *ThaumatoDryinus flavus* Olmi: ♀.

Durante 1935 se introdujo en Nueva Zelanda la especie *Aphelopus albopictus* Ashmead (= *Aphelopus typhlocybae* Muesebeck, sensu Olmi 1984) desde los Estados Unidos de América, para el control biológico de la plaga del manzano *Edwardsiana crataegi* (Douglas) (= *Typhlocyba frogatti* Baker) (Cicadellidae: Typhlocybinae); no existen reportes del éxito o fracaso de esta introducción (Dumbleton 1937; Olmi 1999a).

En la actualidad se están realizando liberaciones de ejemplares de *Neodryinus typhlocybae* Ashmead en Italia, Francia, Eslovenia y Suiza, para controlar a *Metcalfa pruinosa* (Say) (Flatidae) plaga de plantas ornamentales y forestales que fue accidentalmente introducida en Europa desde Norteamérica, durante los últimos años de la década de 1980; hasta el momento se informa para los lugares de liberación un control sustancial de la plaga.

Breve reseña de las subfamilias en la Región Neotropical

Como ya fue señalado, la familia Dryinidae comprende 11 subfamilias de las cuales sólo 6 están presentes en el Neotrópico. Plaeoanteoninae y Laberitinae son fósiles y, al igual que los actuales Conganteoninae, Plesiodyrininae y Transdryininae, no tienen representantes en la región.

Las especies de Dryinidae neotropicales han sido listadas por Olmi *et al.* (2000), pero anteriormente se habían publicado diversos listados: Costa Rica (Olmi 1993b), Paraguay (Garcete Barrett y Olmi 1996), Cuba (Genaro y Portuondo 1997), Argentina (Virla y Olmi 1998) y Colombia (Fernández y Olmi 1999).

Aphelopinae

(Géneros *Aphelopus* Dalman y *Crovettia* Olmi)

Comprenden 79 especies distribuidas en todas las regiones zoogeográficas (Olmi 1999a). El género *Aphelopus* tiene 64 especies de las cuales 11 están presentes en el Neotrópico, mientras que el género *Crovettia* está representado en el mundo por 15 especies de las cuales 10 tienen presencia neotropical.

El desarrollo es endófago y poliembriónico en el género *Crovettia* mientras que en *Aphelopus* es inicialmente endófago y después ectófago. En las hembras de Aphelopinae el primer par de patas es normal (no hay presencia de quela) y no practican depredación sobre los hospederos.

Los hospederos de *Aphelopus* son Cicadellidae *Typhlocybinae* mientras que *Crovettia* afecta a Membracidae. Salvo datos esporádicos sobre hospederos, se desconocen otros aspectos biológicos de las especies neotropicales.

Figura 35.14



Figura 35.15

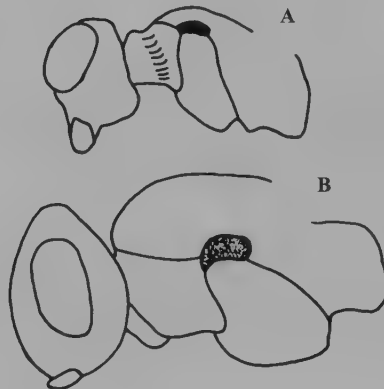
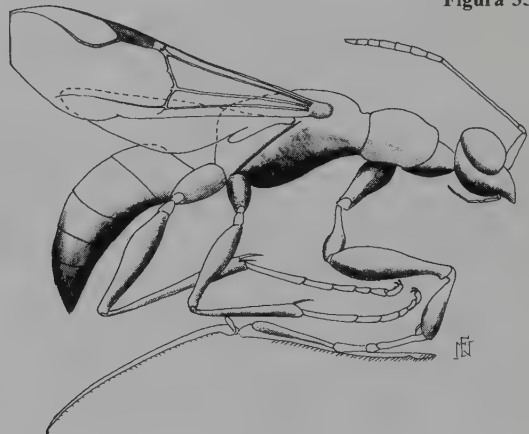


Figura 35.16

Figuras 35.14-35.16: 35.14 *Megadryinus magnificus* Richards: hembra en vista dorsal; 35.15 *Megadryinus magnificus* Richards: hembra en vista lateral; 35.16 Mesosoma y lado de la cabeza de *Bocchus* sp.: ♀ (A) y *Bocchus* sp.: ♂ (B).

Anteoninae

(Géneros *Burmanteon* Engel, *Deinodryinus* R. Perkins, *Lonchodryinus* Kieffer, *Anteon* Jurine, *Metanteon* Olmi, *Janzenia* Olmi y *Prioranteon* Olmi)

Con representación en todas las regiones zoogeográficas, esta subfamilia comprende 517 especies y solo los géneros *Prioranteon*, *Janzenia* y *Burmanteon* no tienen presencia neotropical. El género *Metanteon* tiene un solo representante neotropical, *Lonchodryinus* tiene dos, *Anteon* tiene 66 y *Deinodryinus* tiene 104.

El desarrollo de *Anteon*, *Deinodryinus* y *Lonchodryinus*, que parasitoidizan exclusivamente Cicadellidae (excluyendo los Typhlocybinidae) es completamente ectófago mientras se desconocen todos los aspectos biológicos de los representantes de otros géneros.

De acuerdo con los pocos estudios referidos a su bionomía, las hembras de los Anteoninae practican «host-feeding».

Bocchinae

(Géneros *Bocchus* Ashmead, *Mirodryinus* Ponomarenko y *Mystrophorus* Förster)

Los Bocchinae, que comprenden 87 especies, tienen representantes en todos los continentes excepto la Antártida (Olmi 1999a). *Mirodryinus* y *Mystrophorus* solo tienen representación en la región paleártica mientras que *Bocchus* es cosmopolita y tiene ocho especies neotropicales.

Hasta donde se conoce, el desarrollo de Bocchinae es totalmente ectófago y sus hembras practican «host-feeding». Las especies del género *Bocchus* son parasitoides de Fulgoromorpha (Issidae: Caliscelinae). La bionomía de los representantes neotropicales es desconocida.

Dryininae

(Géneros *Harpactosphacion* Haupt, *Cretodryinus* Ponomarenko, *Palaeodryinus* Olmi y Bechly, *Dryinus* Latreille, *Thaumadryinus* R. Perkins, *Megadryinus* Richards, *Gonadryinus* Olmi, *Pseudodryinus* Olmi)

Los Dryininae comprenden 296 especies agrupadas en 8 géneros; *Cretodryinus*, *Palaeodryinus* y *Harpactosphacion* son fósiles. En la Región Neotropical la subfamilia comprende 107 especies, de las cuales *Harpactosphacion sucinum* (Olmi 1987) y *Harpactosphacion scheveni* Olmi (en prensa) son fósiles.

El único de los géneros representado en todas las regiones zoogeográficas es *Dryinus*, que en el Neotrópico cuenta con 94 especies; otros géneros presentes en esta región son

Thaumadryinus (8 especies), *Megadryinus* (2) y *Gonadryinus* (1). El género *Pseudodryinus* se conoce sólo para las regiones Etiópica, Oriental y Australiana.

Las formas inmaduras de esta subfamilia se desarrollan de manera ectofaga. El mayor caudal de datos biológicos proviene de estudios sobre representantes del género *Dryinus*, cuyos hospederos comprenden varias familias de Fulgoromorpha (Dictyopharidae, Cixiidae, Flatidae, Acanaloniidae, Issidae, Ricaniidae, Tropiduchidae, Lophopidae y Fulgoridae). Los géneros *Thaumadryinus* y *Megadryinus* parasitoidizan solo Flatidae.

Gonatopodinae

(Géneros *Neodryinus* R. Perkins, *Echthrodelpfax* R. Perkins, *Haplogonatopus* R. Perkins, *Gonatopus* Ljungh, *Adryinus* Olmi, *Pentagonatopus* Olmi, *Eucamptonyx* R. Perkins, *Pareucamptonyx* Olmi, *Epigonatopus* R. Perkins, *Esagonatopus* Olmi, *Trichogonatopus* Kieffer y *Gynochelys* Brues)

Los Gonatopodinae, que comprenden 497 especies en el mundo, están presentes en todas las regiones zoogeográficas (Olmi 1999a). La subfamilia comprende 12 géneros de los cuales 9 (con 139 especies) están presentes en el Neotrópico: *Gonatopus* (97 especies), *Neodryinus* (13), *Trichogonatopus* (11), *Eucamptonyx* (8), *Haplogonatopus* (3), *Esagonatopus* (3), *Pareucamptonyx* (2), *Echthrodelpfax* (1) y *Adryinus* (1).

Sin duda se trata de la subfamilia mejor conocida en cuanto a aspectos bionómicos, sobre todo a través de los estudios realizados acerca de especies del género *Gonatopus*; sus estados inmaduros se desarrollan como ectoparasitoides. *Echthrodelpfax* y *Haplogonatopus* parasitoidizan solamente Delphacidae; *Neodryinus* parasitoidiza Flatidae, Nogodinidae y Ricaniidae; *Esagonatopus* tiene como hospederos a Cicadellidae mientras que *Gonatopus* parasitoidiza a un amplio rango de familias dentro de los Fulgoromorpha y Cicadomorpha.

Apodryininae

(Géneros *Apodryinus* Olmi, *Apogonatopus* Olmi, *Bocchopsis* Olmi, *Gondwanadryinus* Olmi y *Madecadryinus* Olmi)

Esta subfamilia cuenta con 6 especies presentes en el extremo sur de América (Chile y Argentina), Australia y Madagascar. Sólo la especie *Apodryinus masneri* Olmi 1984 es conocida para el Neotrópico. La mayor parte de los ejemplares australianos y sudamericanos fueron capturados en bosques de *Nothofagus* sp. pero su biología es totalmente desconocida.

Clave para las subfamilias neotropicales de Dryinidae

Hembras

- 1 Protarso no quelado (Figura 35.7) **Aphelopinae**
- Protarso quelado (Figuras 35.0, 35.10, 35.11, 35.13) **2**
- 2 Ocelos ausentes (Figura 35.9) **Apodryininae**
- Ocelos presentes (Figura 35.10) **3**
- 3 Quela sin uña rudimentaria (Figura 35.11) ... **Anteoninae**
- Quela con uña rudimentaria (Figura 35.12) **4**
- 4 Antenas con penachos de pelos largos en los segmentos 5-10 (Figura 35.13) **Dryininae** (en parte)
- Antenas sin penachos de pelos largos (Figuras 35.9, 35.15) **5**
- 5 Patas medias sin espolón tibial (fórmula de espolones tibiales 1-0-1 o 1-0-2) (Figura 35.8) **Gonatopodinae**
- Patas medias con espolón tibial (fórmula tibial 1-1-1 o 1-1-2) (Figura 35.15) **6**
- 6 Región lateral del protórax continua con la mesopleura, de manera tal que el epicnemio (o prepecto) es invisible (Figura 35.16A) **Bocchinae**
- Región lateral del protórax discontinua con la mesopleura, de manera tal que el epicnemio (o prepecto) es visible (Figura 35.17A) **Dryininae** (en parte)

diente rudimentario entre los dos dientes posteriores (Figura 35.4C) **4**

- 3 Alas anteriores con el metacarpo tan o más largo que el pteroestigma (Figura 35.21) **Dryininae** (en parte)
- Alas anteriores con el metacarpo ausente, o más corto que el pteroestigma (Figura 35.22) **Anteoninae**
- 4 Región lateral del protórax continua con la mesopleura, de manera tal que el epicnemio (o prepecto) es invisible (Figura 35.16B) **Bocchinae**
- Región lateral del protórax discontinua con la mesopleura, de manera tal que el epicnemio (o prepecto) es visible (Figura 35.17B) **5**
- 5 Mesoesterno no fusionado con la mesopleura **Apodryininae**
- Mesoesterno fusionado con la mesopleura **6**
- 6 Carena occipital al menos parcialmente visible (Figura 35.19); procesos dorsales de los parámetros ausentes (Figura 35.23) **Dryininae**
- Carena occipital ausente (Figura 35.20); ocasionalmente la carena occipital es completa, pero en ese caso los procesos dorsales de los parámetros están presentes (Figura 35.24) **Gonatopodinae**

Machos

- 1 Ala anterior usualmente sólo con la celda costal encerrada por venación pigmentada (Figura 35.18); ocasionalmente las alas anteriores con dos celdas cerradas por venas pigmentadas; carena occipital completa **Aphelopinae**
- Alas anteriores con tres celdas proximales encerradas por venación pigmentada (Figura 35.19); ocasionalmente alas anteriores sólo con la celda costal cerrada por venas pigmentadas, pero en ese caso la carena occipital es invisible (Figura 35.20) **2**
- 2 Mandíbula con 4 dientes entre los cuales nunca es visible un diente rudimentario (Figura 35.4A) **3**
- Mandíbula con 1-4 dientes (Figuras 35.4B,C,D,E); mandíbulas cuatridentadas con tres grandes dientes y un

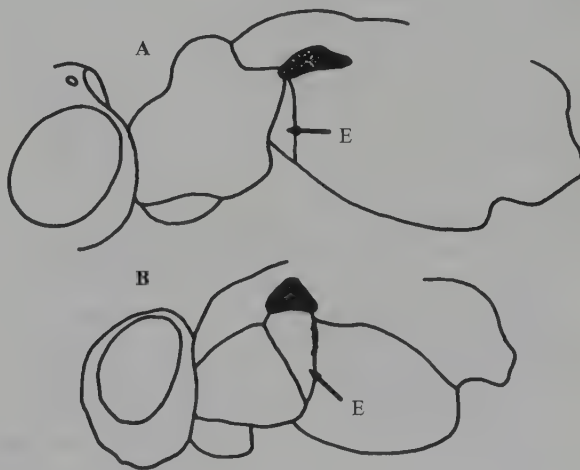


Figura 35.17 Mesosoma y lado de la cabeza de *Dryinus* sp. ♀ (A) y *Dryinus* sp. ♂ (B); E = epicnemium.

Claves para géneros neotropicales de Dryinidae

Subfamilia Aphelopinae

Hembras y machos

- 1 Alas anteriores siempre con sólo la celda costal cerrada (Figura 35.7); vena estigmal curvada de modo regular (Figura 35.7); sutura epistomal alejada de los tórulos antenales (Figura 35.25A) *Aphelopus*
- Alas anteriores usualmente sólo con la celda costal cerrada (Figura 35.18), ocasionalmente con dos celdas proximales cerradas; vena estigmal recta, o formando un ángulo entre la porción proximal y distal, o irregularmente curva (Figura 35.18); sutura epistomal muy cercana a los tórulos antenales (Figura 35.25B) *Crovettia*



Figura 35.18

Subfamilia Anteoninae

Hembras

- 1 En las quelas, lado interno de la uña agrandada con una fila de al menos 4 sedas (Figura 35.26) *Metanteon*
- En las quelas, lado interno de la uña agrandada con sólo 1-2 sedas o lamelas o pelos con forma de clavija situados en la región proximal (Figuras 35.11, 35.27) 2
- 2(1) Uña de las quelas agrandada, con 1-2 sedas o lamelas o pelos «en clavija» situados en una región alejada respecto de la prominencia (Figura 35.11); usualmente estas setas o pelos «en clavija» son cortas ... *Deinodryinus*
- Uña agrandada de las quelas con una prominencia proximal donde se implanta una seda larga (Figura 35.27) ... 3
- 3(2) Alas anteriores con la parte distal de la vena estigmal tan larga como o mas larga que la parte proximal (Figura 35.28); propodeo sin una carena transversa entre las superficies dorsal y posterior; ocasionalmente la parte distal de la vena estigmal es ligeramente mas corta que la parte proximal, pero en ese caso el propodeo no muestra una carena marcada entre las superficies dorsal y posterior del mismo *Lonchodryinus*
- Alas anteriores con la parte distal de la vena estigmal más corta que la parte proximal (Figura 35.22); propodeo con una carena transversa fuerte entre las superficies dorsal y la posterior; ocasionalmente la parte distal de la vena estigmal es tan larga como o mas larga que la proximal, pero en este caso el propodeo tiene una fuerte carena transversa entre las superficies dorsal y posterior del mismo ... *Anteon*

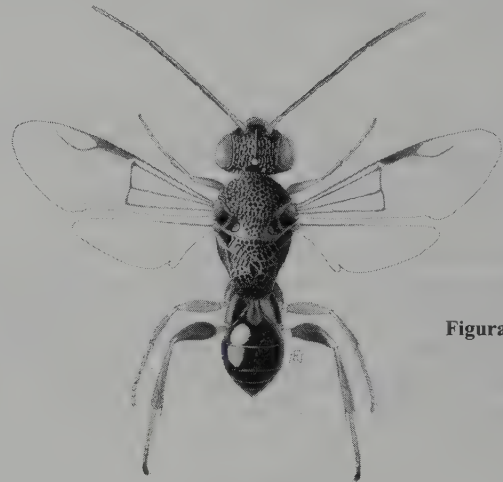


Figura 35.19

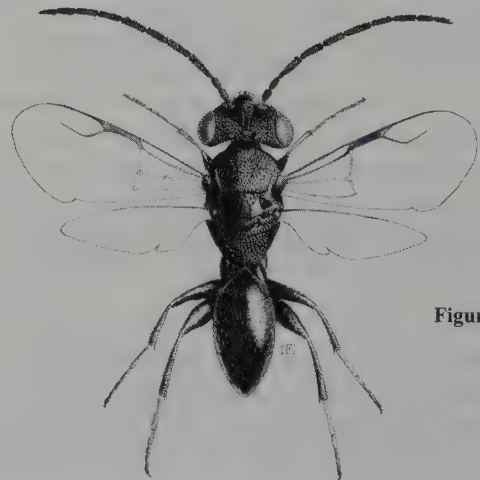


Figura 35.20

Figura 35.18-35.20: 35.18 *Crovettia nearctica* Olmi: ♂; 35.19 *Dryinus poecilopterae* (Richards): ♂; 35.20 *Neodryinus koebelei* Perkins: ♂.

Machos

- 1 Parámetros con un proceso dorsal bien desarrollado (Figura 35.29) *Metanteon*
 - Parámetros sin proceso dorsal (Figura 35.30), a lo sumo con un lóbulo membranoso basal (Figura 35.31) 2

- 2(1) Pterostigma cuatro o mas veces mas largo que ancho (Figura 35.32); ocasionalmente menos de cuatro veces más largo que ancho, pero en ese caso los parámetros muestran una ramificación envolviendo al edeago o pene (Figura 35.33) *Deinodryinus*
 - Pterostigma menos de cuatro veces tan largo como ancho (Figura 35.22); parámetros sin una ramificación que envuelva al aedeagus o pene (Figura 35.31) 3

- 3(2) Alas anteriores con la parte distal de la vena estigmal tan larga como o mas larga que la parte proximal (Figura 35.28); propodeo sin una carena transversa entre las superficies dorsal y posterior; ocasionalmente la parte distal de la vena estigmal es ligeramente mas corta que la parte proximal, pero en ese caso el propodeo no muestra una carena marcada entre las superficies dorsal y posterior del mismo *Lonchodryinus*
 - Alas anteriores con la parte distal de la vena estigmal más corta que la parte proximal (Figura 35.22); propodeo con una carena transversa fuerte entre las superficies dorsal y la posterior; ocasionalmente la parte distal de la vena estigmal es un poco mas corta, tan larga como o mas larga que la proximal, pero en este caso el propodeo tiene una fuerte carena transversa entre las superficies dorsal y posterior del mismo *Anteon*

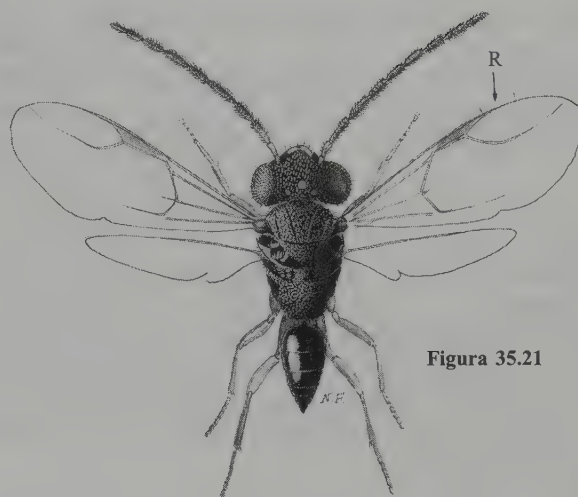


Figura 35.21

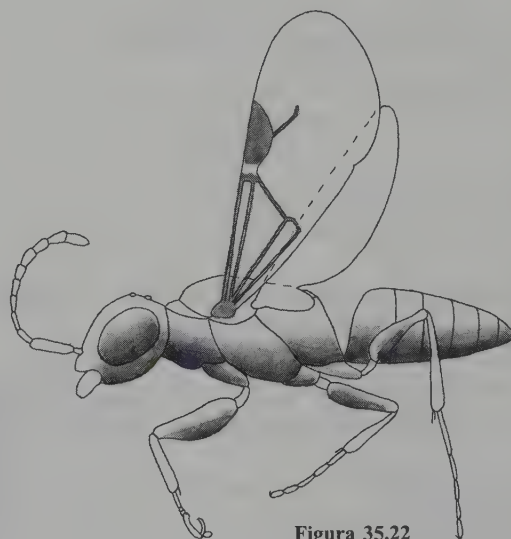


Figura 35.22

Subfamilia Bocchinae

El único género presente en el Neotrópico es *Bocchus* Ashmead.

Subfamilia Dryininae

Hembras

- 1 Antenas con penachos de largos pelos ubicados en los segmentos 5-10 (Figura 35.13) *Thaumato-dryinus*
 - Antenas sin penachos de pelos (Figura 35.15) 2

- 2(1) Fórmula de los palpos maxilar y labial diferente de 6/3 *Gonadryinus*
 - Fórmula de los palpos maxilar y labial 6/3 3



Figura 35.23

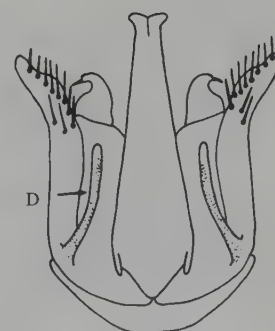


Figura 35.24

Figuras 35.21-35.24: 35.21 *Thaumato-dryinus flavus* Olmi: ♂; R = metacarpo (= radius); 35.22 *Anteon* sp.; 35.23 Genitalia macho de *Dryinus surinamensis* Olmi; 35.24 Genitalia macho de *Gonatopus fernandinae* Olmi; D = proceso dorsal de los parameros.

- 3(2) En la quela, uña agrandada más larga que la protibia (Figuras 35.14–35.15) *Megadryinus*
 - En la quela, uña agrandada tan larga como o mas corta que la protibia (Figura 35.34) *Dryinus*

Machos

- 1 Mandíbula con 1-3 dientes (Figuras 35.4B,D,E) *Dryinus*
 - Mandíbula con 4 dientes (Figura 35.4A)..... *Thaumadryinus*

Se desconocen los machos de *Gonadryinus* Olmi y *Megadryinus* Richards.

Subfamilia Gonatopodinae

Hembras

- 1 Hembras aladas (Figura 35.35) 2
 - Hembras ápteras (Figura 35.8) 4

- 2(1) Fórmula de los espolones tibiales 1-0-2 ... *Neodryinus*
 - Fórmula de los espolones tibiales 1-0-1 3

- 3(2) Notaulices invisibles *Adryinus*
 - Notaulices presentes y completas *Echthrodelpax*

- 4(1) Uña agrandada de la quela con un diente subapical grande (Figura 35.36) 5
 - Uña agrandada de la quela sin un diente subapical (Figura 35.37), o con un diente subapical muy pequeño (Figura 35.38) 6

- 5(4) Fórmula de los palpos maxilar y labial 2/1 *Haplogonatopus*
 - Fórmula de los palpos maxilar y labial diferente a 2/1 *Gonatopus* (en parte)

- 6(4) Uña agrandada de la quela con el ápice distal redondeado (Figura 35.37) 7
 - Uña agrandada de la quela con el ápice distal puntiagudo (Figura 35.38) 8

- 7(6) Lado interno de la uña agrandada con lamelas (Figura 35.37) *Eucamptonyx*
 - Lado interno de la uña agrandada con sedas o pelos, pero sin lamelas (Figura 35.39) *Pareucamptonyx*

- 8(6) Pronoto cruzado por una impresión transversa fuerte

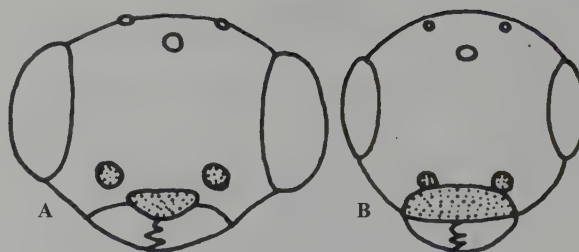


Figura 35.25

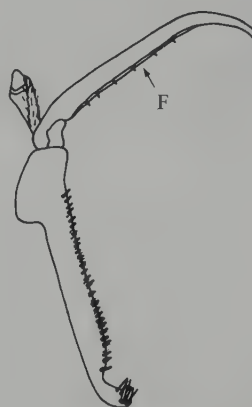


Figura 35.26



Figura 35.27

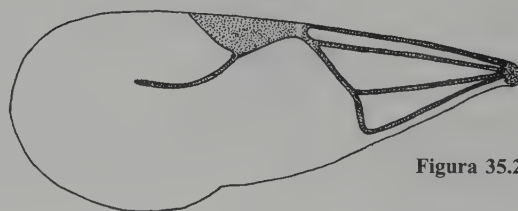


Figura 35.28

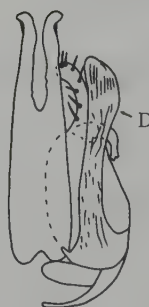


Figura 35.29



Figura 35.30

Figuras 35.25-35.30: 35.25 Vista frontal de la cabeza de *Aphelopus* sp. (A) y *Crovettia* sp. ♀ (B); 35.26 Quela de *Metanteon aerias* (Walker), F = uña agrandada; 35.27 Quela de *Anteon mexicanum* Olmi, F = uña agrandada; 35.28 Ala anterior de *Lonchodryinus* sp.: ♂; 35.29 Genitalia macho de *Metanteon aerias* (Walker) (right half), D = proceso dorsal de los parameros; 35.30 Genitalia macho de *Deinodryinus bicolor* (Olmi y Currado)(mitad izquierda).

- (Figura 35.40) 9
- Pronoto no cruzado por una impresión transversa (Figura 35.41), o pobremente marcada 10
- 9(8) Fórmula de los palpos maxilar y labial 6/2 *Esagonatopus*
- Fórmula de los palpos maxilar y labial diferente a 6/2 *Gonatopus* (en parte)
- 10(8) Palpos labiales con 3 segmentos ... *Trichogonatopus*
- Palpos labiales con 2 segmentos *Gonatopus* (en parte)
- Temples presentes (Figura 35.42) 3
- 3(2) Fórmula de los palpos maxilar y labial 2/1 *Haplogonatopus*
- Fórmula de los palpos maxilar y labial diferente a 2/1 ... 4
- 4(3) Fórmula de los palpos maxilar y labial 6/2 *Esagonatopus*
- Fórmula de los palpos maxilar y labial diferente *Gonatopus*

Se desconocen los machos de *Adryinus* Olmi, *Eucamptonyx* Perkins, *Pareucamptonyx* Olmi y *Trichogonatopus* Kieffer.

Machos

- 1 Cabeza con la carena occipital completa *Echthrodelpfax* Perkins
- Cabeza sin carena occipital, o incompleta 2
- 2(1) Temples ausentes (Figura 35.20) *Neodryinus*

Subfamilia Apodryininae

Apodryinus Olmi es el único género representante de esta subfamilia en la Región Neotropical.

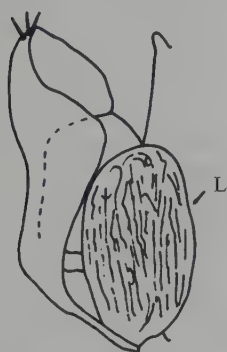


Figura 35.31



Figura 35.32



Figura 35.33



Figura 35.34



Figura 35.35

Figuras 35.31-35.34: 35.31 Genitalia macho de *Anteon fulviventre* (Haliday) (mitad izquierda), L = lóbulo membranoso basal; 35.32 *Deinodryinus paradoxus* Perkins: macho; 35.33 genitalia macho de *Deinodryinus trinidadii* Olmi (mitad izquierda), P = ramificación de los parameros envolviendo al aedeagus o pene; 35.34 *Dryinus maximus* (Olmi): ♀; 35.35 *Neodryinus pseudodiffusus* Olmi: ♀.

Figura 35.36

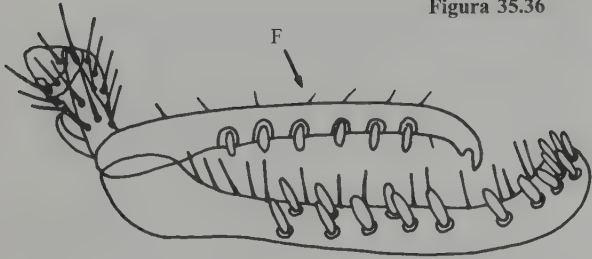


Figura 35.37

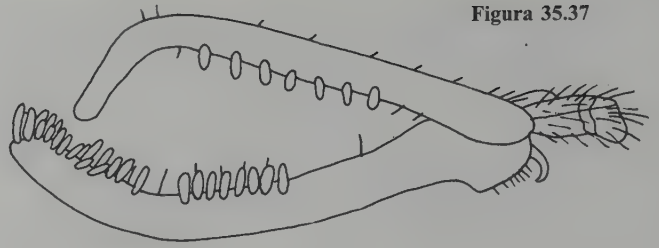


Figura 35.38

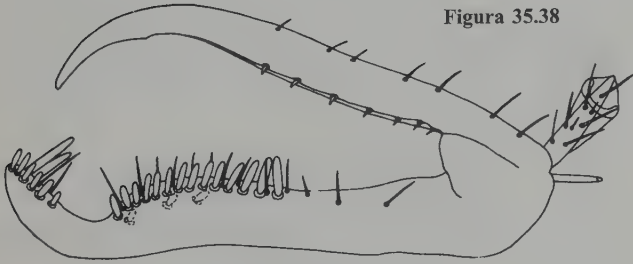


Figura 35.39

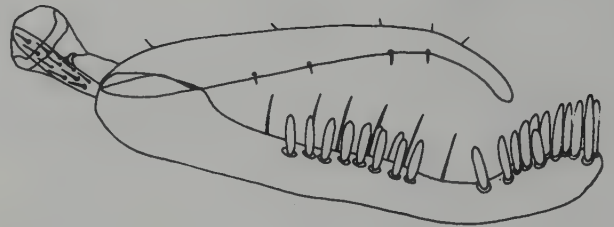


Figura 35.40

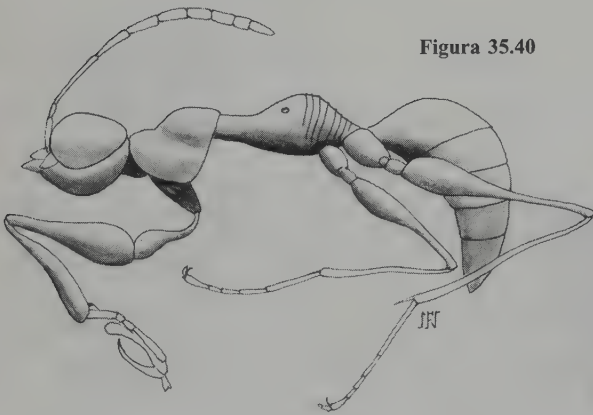
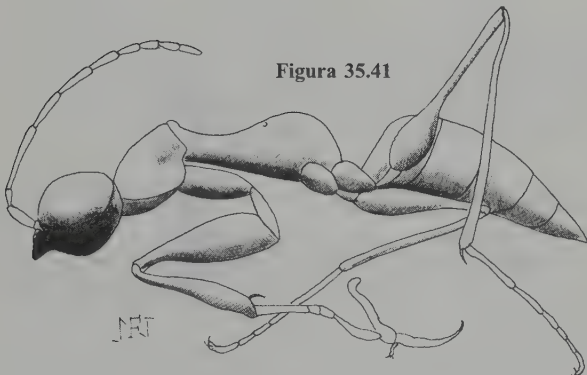


Figura 35.42



Figura 35.41



Figuras 35.36-35.42: 35.36 Quela de *Haplogonatopus hernandezae* Olmi, F = uña agrandada; 35.37 Quela de *Eucamptonyx garcetei* Olmi; 35.38 Quela de *Gonatopus flavipes* Olmi; 35.39 Quela de *Pareucamptonyx townesi* (Olmí); 35.40 Pronoto con fuerte impresión transversa: hembra de *Pareucamptonyx zulianus* (Olmí); 35.41 Pronoto sin impresión transversa: hembra de *Trichogonatopus neotropicus* Olmi; 35.42 *Gonatopus* sp.: ♂.

Literatura citada

- Abedrabbo, S., J. Kathirithamby y M. Olmi. 1990. Contribution to the knowledge of the Elenchidae (Strepsiptera) and Dryinidae (Hymenoptera-Chrysidoidea) of the Galapagos Islands. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia «G. Grandi» della Università di Bologna* 45:121-128.
- Abril Ramírez, G. 1992. Observaciones sobre la biología del *Tridryinus poecilopterae* (Rich.) (Hymenoptera: Dryinidae) parásito de la seudopolilla algodonosa *Poekilloptera phalaenoides* (L.) (Homoptera: Flatidae). *Boletín Sociedad Colombiana de Entomología* 71:1-5.
- Arle, R. 1935. Nota sobre os himenópteros da superfamilia Bethyloidea, com a descrição de novas especies de Dryinidae e observações biológicas sobre outra especie. *Boletín Museo Nacional de Rio de Janeiro* 11(3-4):41-55.
- Ashmead, W. H. 1894. Report upon Parasitic Hymenoptera of the Island of St. Vicent. *Journal of the Linnean Society, Zoology* 25:56-254.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to the Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata. Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-302.
- Bruch, C. 1915. Contribución al conocimiento de los «Bethyloidea» (Hymenoptera) argentinos y descripción de una nueva especie. *Revista Museo de La Plata* 29(2):442-446.
- Buick, E. J. 1948. Recherches sur un Dryinide, *Aphelopus indivisus*, parasite de cicadines. *Cellule* 52:63-155.
- Cameron, P. 1888. Dryinidae, pp. 440-448, en: Cameron P. 1883-1900. *Biologia centrali-americana I. Insecta, Hymenoptera (Families Tenthredinidae-Chrysididae)*.
- Carcupino, M., G. Guglielmino, M. Olmi y M. Mazzini. 1998. Morphology and ultrastructure of the cephalic vesicles in two species of the *Gonatopus* genus: *Gonatopus camelinus* Kieffer and *Gonatopus clavipes* (Thunberg) (Hymenoptera, Dryinidae, Gonatopodinae). *Invertebrate Reproduction and Development* 34(2-3):177-186.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 94(3):303-330.
- Carpenter, J. M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? *Zoologica Scripta* 28:215-231.
- Dalla Torre, C. G. D. 1898. *Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Chalcididae et Proctotrupidae*. G. Engelmann, Lipsiae V.
- De Santis, L. y J. Vidal Sarmiento. 1974. Las especies argentinas del género *Thaumtodryinus* (Hymenoptera-Dryinidae). *Neotropica* 20(61):21-26.
- De Santis, L. y E. Virla. 1991. Sobre dos encártidos parasitoides de driínidos en la República Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 45(3):5-19.
- De Santis, L., A. M. M. de Remes Lenicov y A. Teson. 1988. Parasitoides de *Exitianus obscurinervis* (Homoptera-Cicadellidae) y *Tetradontochelys peculiaris* (Hymenoptera-Dryinidae) en la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 218:11-18.
- Debandi, G. y S. Roig-Junent. 1999. Especies miméticas de *Camponotus punctulatus* (Formicidae). *Revista Sociedad Entomológica Argentina* 58(3-4):201-210.
- Delvare, G. y Z. Bouček. 1992. On the new world Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 53:1-466.
- Dumbleton, L. 1937. Apple leaf-hopper investigations. *The New-Zealand Journal of Sciences and Technology* 18:866-877.
- Eady, R. 1968. Some illustrations of microsculpture in the Hymenoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 43(4-6):66-72.
- Evans, H. E. 1969. Bredin-Archbold-Smithsonian biological survey of Dominica: Bethyloidea (Hymenoptera). *Smithsonian Contribution to Zoology* 1969:1-14.
- Fenton, F. 1918. The parasites of leafhoppers, with special reference to the biology of the Anteoninae. Part I, II y III. *Ohio Journal of Science* 18(6):177-222, 243-278, 285-296.
- Fenton, F. 1927. New parasitic Hymenoptera of the subfamily Anteoninae from Americas. *Proceedings of the United States National Museum of Natural History* 72(8):1-16.
- Fernández, F. y M. Olmi. 1999. La Familia Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) en Colombia: listado preliminar de especies, pp. 107-115, en: Amat, G., G. Andrade y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 2. Universidad Nacional de Colombia y Academia Colombiana de Ciencias, Bogotá D. C.
- Garcete Barrett, B. y M. Olmi. 1996. Catalog of the Dryinidae of Paraguay (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 128(1):69-74.
- Genaro, J. y E. Portuondo. 1997. An annotated preliminary checklist of the Dryinidae of Cuba (Insecta: Hymenoptera). *Caribbean Journal of Science* 33(1-2):112-114.
- Giard, A. 1889. Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* Meig.). *Compte Rendu Hebdomadaires de l'Academie des Sciences de Paris* 109:708-710.
- Guglielmino, A. 2002. Modalità di alimentazione delle larve immature dei Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea): stato delle conoscenze e nuovi reperti. *Bollettino*

- dell'Accademia Gioenia de Scienze Naturali 35(361):559-569.
- Guglielmino, A. y M. Olmi. 1997. A host-parasite catalog of the world Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Contribution on Entomology, International* 2(2):165-298.
- Guglielmino, A. y E. Virla. 1998. Postembryonic development of *Gonatopus lunatus* Klug (Hymenoptera, Dryinidae, Gonatopodinae) with notes on its biology. *Annales de la Société Entomologique de France* 34(3):321-333.
- Guglielmino, A. y C. Bückle. 2003. Description of larval instars of *Neodryinus typhlocybae* (Ashmead, 1893) (Hymenoptera: Dryinidae), with remarks on its biology. *Mitteilungen aus dem Museum fuer Naturkunde in Berlin-Deutsche Entomologische Zeitschrift* 50(1):143-150.
- Hernández, M. del P. y A. Belloti. 1984. Ciclos de vida y hábitos de *Haplogonatopus hernandezae*, controlador natural del delfácido saltahojas del arroz. *Revista Colombiana de Entomología* 10(3-4):3-8.
- Janvier, H. 1933. Etude biologique de quelques hymenopteres du Chili. *Annales des Sciences Naturelles Zoologiques* 16:210-356.
- Kieffer, J. J. 1904. Description de nouveaux Dryinidae et Bethylinae du Musée civique de Genes. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale, Genova* 41:351-412.
- Kieffer, J. J. 1905a. Descriptions de nouveaux Proctotrupidae exotiques. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 29:95-142.
- Kieffer, J. J. 1905b. Nouveaux Proctotrupides exotiques conservés au Musée Civique de Genes. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale, Genova* 42:9-39.
- Kieffer, J. J. 1906. Beschreibung neuer Proctotrupiden aus Nord- und Zentralamerika. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 50:237-290.
- Kieffer, J. J. 1907. Hymenoptera. Fam Dryinidae. *Genera Insectorum* 54:1-33.
- Kieffer, J. J. 1909. Descriptions de nouveaux Dryinides et Bethylides d'Amérique. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles* 33:334-380.
- Kieffer, J. J. 1911a. Description d'un nouveaux Dryinidae des Indes Orientales. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle Metz* 27:107-110.
- Kieffer, J. J. 1911b. Nouveaux Bethylides et Dryinides exotiques du British Museum de Londres. Société Scientifique de Bruxelles. *Annales* 35:200-233.
- Kieffer, J. J. 1912. Description de quatre nouveaux insectes exotiques. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria in Portici* 6:171-175.
- Kieffer, J. J. 1913. Division des Anteoninae. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1913:300-301.
- Kieffer, J. J. 1914. Bethylidae. *Das Tierreich* 41:1-595.
- Kitamura, K. y Y. Nishikata. 1987. A monitor-trap survey of parasitoids of the leaf- and planthoppers supposedly migrated from the mainland China (Homoptera, Auchenorrhyncha). *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Shimane University* 21:171-177.
- Mangione, S. y E. Virla. 2004. Morfología de los estados preimaginales de *Gonatopus bonaerensis*, y consideraciones sobre la morfología interna de sus larvas inmaduras (Hymenoptera, Dryinidae). *Acta Zoologica Lilloana* 47(1-2):91-102.
- Moya-Raygoza, G. 1993. Diversity of leafhoppers and their hymenopteran parasitoids in maize, teosinte and gammagrass, pp. 67-68, en: Drosopoulos, S., P. Petrakis, M. Claridge y P. Vrijer (eds.). *Proceedings of the 8th Auchenorrhyncha Congress*. August 9-13th. Delphi, Greece.
- Moya-Raygoza, G. y J. Trujillo-Arriaga. 1993a. Dryinid (Hym.-Dryinidae) parasitoids of *Dalbulus* leafhopper (Hom.-Cicadellidae) in México. *Entomophaga* 38(1):41-49.
- Moya-Raygoza, G. y J. Trujillo-Arriaga. 1993b. Evolutionary relationships between *Dalbulus* leafhopper (Homoptera-Cicadellidae) and its Dryinid (Hym. - Dryinidae) parasitoids. *Journal of Kansas Entomological Society* 66(1):41-50.
- Ogloblin, A. A. 1930. Notes on Bethylidae with the description of two new species from Misiones. *Revista Sociedad Entomológica Argentina* 3:15-24.
- Ogloblin, A. A. 1932. Himenópteros nuevos o poco conocidos de Guayra (Dryinidae). *Revista de Entomologia São Paulo* 2(3):264-269.
- Ogloblin, A. A. 1938. Descripciones de Bethylidae y Dryinidae de las colecciones del Museo Argentino de Cs. Naturales. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales «B. Rivadavia»* 40(157):35-50.
- Ogloblin, A. A. 1950. Dos «Bethyloidea», nuevos de la colección de la Fundación Miguel Lillo. *Acta Zoologica Lilloana* 9:487-493.
- Ogloblin, A. A. 1953. Los insectos de las islas Juan Fernández. 14 Bethylidae y Dryinidae (Hymenoptera). *Revista Chilena de Entomología* 3:101-115.
- Olmi, M. 1984. A revision of the Dryinidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 37(1-2):1-1913.
- Olmi, M. 1986. New species and genera of Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula Entomologica* 7-8(20-21):63-105.
- Olmi, M. 1987a. New species of Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Fragmenta Entomologica* 19(2):371-456.
- Olmi, M. 1987b. New species of Dryinidae, with description of a new subfamily from Florida and a new species from Dominica amber (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 5(1):211-238.
- Olmi, M. 1987c. Nuove specie americane di Dryinidae. *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 119(2):99-116.
- Olmi, M. 1989. Supplement to the revision of the world Dryinidae (Hymenoptera-Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* 12(25):109-395.
- Olmi, M. 1992a. New species of Dryinidae (Hymenoptera). *Acta Zoologica Hungarica* 38(3-4):281-292.
- Olmi, M. 1992b. Contribution to the knowledge of the Gonatopodinae (Hymenoptera-Dryinidae). *Bollettino dell'Istituto di Entomologia «G. Grandi» della Università di Bologna* 46:109-122.
- Olmi, M. 1992c. Descriptions of new taxa of Dryinidae

- (Hymenoptera-Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* 15(28):19-62.
- Olmi, M. 1992d. New records of Dryinidae from Nicaragua and a description of a new species (Hymenoptera - Chrysidoidea). *Revista Nicaragüense de Entomología* 21:26-31.
- Olmi, M. 1993a. A new generic classification for Thaumatrodryininae, Dryininae and Gonatopodinae, with descriptions of new species (Hymenoptera - Chrysidoidea). *Bollettino di Zoologia Agraria di Bachico Hura II* 25(1):57-89.
- Olmi, M. 1993b. Dryinidae di Costa Rica: Catalogo e considerazioni biogeografiche ed evolutive. *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 124(3):186-200.
- Olmi, M. 1994a. The Dryinidae and Embolemidae (Hymenoptera-Chrysidoidea) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* 30:7-98.
- Olmi, M. 1994b. Descrizione di *Gonatopus vidanoi*, nuova specie del cile, e del maschio di *Gonatopus lacualis* Olmi (Hymenoptera-Dryinidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana, Genova* 72(1993):327-330.
- Olmi, M. 1996a. *Eucamptonyx garcetei* nuova specie di Dryinidae del Paraguay. *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 128(1):65-68.
- Olmi, M. 1996b. Taxonomic remarks on American Dryinidae, with descriptions of new species (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Redia* 79(1):57-81.
- Olmi, M. 1997. A contribution to the knowledge of the Embolemidae and Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Bollettino di Zoologia Agraria di Bachico Hura II* 29(2):125-150.
- Olmi, M. 1998a. New Embolemidae and Dryinidae (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* 20(33):30-118.
- Olmi, M. 1998b. New oriental and neotropic Dryinidae (Hymenoptera-Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* 20(33):152-167.
- Olmi, M. 1999a. Dryinidae et Embolemidae (Hymenoptera: Chrysidoidea), pp. 1-425, en: *Fauna d'Italia*. Calderini, Bologna.
- Olmi, M. 1999b. A new species of *Anteon* Jurine from Venezuela (Hym., Dryinidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 135:213-214.
- Olmi, M. 1999c. Descrizione di due nuove specie di Dryinidae del Sud America. *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 131(1):77-82.
- Olmi, M. 1999d. Remarks on new Neotropical and Australian Dryinidae, with a new synonymy (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Redia* 82:1-15.
- Olmi, M. 1999e. New fossil Dryinidae from Baltic and Lebanese amber (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* 21(34):48-67.
- Olmi, M. 2003. A contribution to the knowledge of Dryinidae (Hymenoptera Chrysidoidea). *Frustula Entomologica (N. S.)* (2001) 24(37):21-49.
- Olmi, M. 2004. New species of Dryinidae from Colombia (Insecta, Hymenoptera, Chrysidoidea). *Spixiana* 27:147-154.
- Olmi, M. y E. Virla. 1993. Contribution to the knowledge of the Dryinidae of Argentina. *Phytophaga* 4:57-67.
- Olmi, M. y G. Bechly. 2001. New parasitic wasps from Baltic amber (Insecta: Hymenoptera: Dryinidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)* 306:1-58.
- Olmi, M., E. Virla y F. Fernández. 2000. Las avispa Dryinidae de la Región Neotropical (Hymenoptera: Chrysidoidea). *Biota Colombiana* 1(2):141-163.
- Perkins, R. C. L. 1905. Leafhoppers and their natural enemies (Part I: Dryinidae). *Bulletin Hawaiian Sugar Planters' Association. Experiment Station. Division of Entomology* 1(1):1-69.
- Ponomarenko, N. G. 1975. The special features of larval development in Dryinidae (Hym.). *Entomologicheskoe Obozrenie* 54(3):534-540.
- Quezada, J. 1979. Hallazgo de *Agonotopus* sp. (Hymenoptera: Dryinidae) parásito del *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) en El Salvador. *CEIBA* 23(1):1-12.
- Swezey, O. H. 1928. Present status of certain insect pests under biological control in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 21:669-676.
- Vega, F. 1989a. A search for the natural enemies of *Dalbulus* species in Mexico: the importance of *in-situ* conservation. *Bulletin of the Ecological Society of America* 70(2):286.
- Vega, F. 1989b. Cría de Adultos de *Gonatopus bartletti* Olmi (Hymenoptera: Dryinidae) de «Chicharritas del Maíz» parasitadas (*Dalbulus maidis* (De Long & Wolcott) y *Dalbulus elimatus* (Ball.); Homoptera: Cicadellidae), pp. 208-209, en: Sociedad Mexicana de Entomología (ed.). *XXIV Congreso Nacional de Entomología*. Mayo 21-24, Oaxtepec, Morelos.
- Vega, F. y P. Barbosa. 1990. *Gonatopus bartletti* Olmi (Hym.: Dryinidae) in Mexico: a previously unreported parasitoid of the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (De Long & Wolcott) and the mexican corn leafhopper *Dalbulus elimatus* (Ball.) (Homoptera: Cicadellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:461-464.
- Virla, E. 1992. *Estudio bionómico de parasitoides e hiperparasitoides de homópteros cicadeloideos argentinos*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (Inédita). Universidad Nacional de la Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Virla, E. 1994. Aspects of the biology of *Gonatopus desantisi* (Hymenoptera - Dryinidae). *Frustula Entomologica* 17(30):29-43.
- Virla, E. 1995. Biología de *Pseudogonatopus chilensis* Olmi 1989 (Hymenoptera - Dryinidae). *Acta Entomológica Chilena* 19:123-127.
- Virla, E. 1997. New species of Gonatopodinae from the Neotropics (Hymenoptera: Dryinidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana, Genova* 129(2):171-186.
- Virla, E. 1998. New Neotropical species of Dryinidae (Hymenoptera-Chrysidoidea). *Frustula Entomologica* 20(33):1-16.

- Virla, E. 2001. Inedit data on Neotropic Gonatopodinae, with description of a gynander specimen (Hymenoptera, Chrysidoidea). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 60(1-4):81-88.
- Virla, E. y M. Olmi. 1994. Description of *Gonatopus virilai*, new species from Argentina and first data on its development stages. *Fragmenta Entomologica (N. S.)* 26(1):85-94.
- Virla, E. y M. Olmi. 1997. Presencia de *Haplogonatopus hernandezae* Olmi, 1984 (Hymenoptera, Dryinidae) en Argentina. *Acta Zoologica Lilloana* 44(2):409-410.
- Virla, E. y M. Olmi. 1998. The Dryinidae of Argentina. *Acta Entomológica Chilena* 22:19-35.
- Virla, E. y S. Mangione. 2000. Morfología de los estados preimaginales de *Gonatopus chilensis* y consideraciones sobre las estructuras relacionadas a la nutrición de sus larvas inmaduras (Insecta, Hymenoptera, Dryinidae). *Neotropica* 46:37-49.
- Walker, F. 1837. On the Dryinidae. *Entomological Magazine* 4:411-435.
- Watanabe, T., H. Seino, C. Kitamura y Y. Hirai. 1990. A computer program, LLJET, utilizing an 850 mb weather chart to forecast long-distance rice planthopper migration. *Bulletin of the Kyushu National Agricultural Experiment Station* 26(3):233-260.
- Williams, F. 1931. *Handbook of the insects and other invertebrates of Hawaiian sugar cane fields*. Hawaiian Sugar Planters Assoc., Advertizer Pub. Co, Honolulu, Hawaii.

CAPÍTULO 36

Familia Chrysididae

L. S. Kimsey

Diagnosis

Metasoma con cinco segmentos visibles o menos; tres en Chrysidinae, o cuatro (hembras) o cinco (machos) en Cleptinae y Amiseginae; los segmentos restantes permanecen telescópicamente retraídos dentro del metasoma; antena acodada con 11 flagelómeros; ojos grandes, más de dos veces tan largos como el espacio malar; ala anterior con un máximo de cinco celdas cerradas, celda marginal usualmente abierta, ninguna celda submarginal y por lo general una o ninguna celdas cubital y discoidal; ala

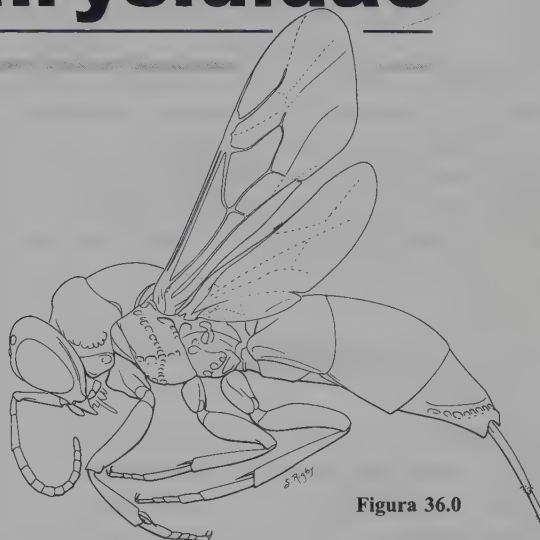


Figura 36.0

posterior sin celdas cerradas, con lóbulo anal, sin lóbulo jugal; propodeo usualmente con dientes laterales o ángulos. Figura 36.0.

Filogenia

Chrysididae es un grupo monofilético compuesto por unas 3.000 especies descritas alrededor del mundo. La familia está definida primariamente por modificaciones del metasoma y es grupo hermano de Bethyidae (Brothers y Carpenter 1993; Carpenter 1986). Las relaciones filogenéticas en la familia son discutidas por Kimsey y Bohart (1991). Cleptinae es el grupo más basal en la familia, con las características menos derivadas, seguida por Amiseginae.

Taxonomía

Algunos de los trabajos taxonómicos más antiguos sobre los crisidos de la Región Neotropical fueron publicados por Cameron (1888) y Duche (1913). Ningún trabajo monográfico más avanzado fue hecho hasta la década de 1980. Kimsey y Bohart (1991) revisan la familia sobre una base mundial, dividiéndola en cuatro subfamilias: Cleptinae,

Amiseginae, Loboscelidiinae y Chrysidinae. La subfamilia Loboscelidiinae no se encuentra en el Hemisferio Occidental. Chrysidinae está dividido en tres tribus: Elampini, Parnopini, Chrysidini y Allocoeliini. Todos estos grupos se encuentran en América, excepto los allocoeliinos, que están restringidos al sur de África, y los Parnopini, que se encuentran solamente en las regiones Afrotropical, Paleártica y Neártica.

Los géneros más grandes de Chrysididae incluyen a *Caenochrysis* y *Chrysis*, pero en la Región Neotropical quedan por revisar muchos de los géneros más pequeños. Kimsey y Bohart (1981) revisan los géneros crisidos neotropicales, y más tarde hacen una revisión mundial de los géneros (Kimsey y Bohart 1991).

Con excepción de algunos Amiseginae, todos los crisidos en el Neotrópico son de color metálico, usualmente azules, verdes o púrpuras. Muchos amiseginos, particularmente en *Adelphe* y *Nesogyne*, son esencialmente no metálicos y pueden ser confundidos con los Bethyidae. Unos pocos, como los *Gaullea*, también tienen diversas sombras de rojos metálicos y amarillos. Se observan también marcas blancas en *Cleptidea*, hembras de *Adelphe*, *Gaullea* e *Ipsiura*.

Distribución

La familia es más especiosa en las regiones áridas de los Hemisferios Norte y Sur, entre las latitudes 30° y 40° norte y sur, con la diversidad más baja cerca del Ecuador. Esto puede ser debido a la disminución de la diversidad en las regiones más ecuatoriales, de hospederos de Chrysidinae con hábitos de nidificación en el suelo. La vasta mayoría de los crisidinos en el Neotrópico atacan especies aculeadas que utilizan cavidades existentes para sus nidos, tales como madrigueras de escarabajos o huecos en ramitas, o construyen sus nidos de barro. La gran diversidad de Amiseginae tiene lugar en las regiones ecuatoriales. Los amiseginos son parásitos de huevos de insectos palo.

Biología

Todos los crisididos son parasitoides solitarios de otros insectos. Los Cleptinae son parásitos de prepupas de avispa sierra en las familias Tenthredinidae y Diprionidae; los Amiseginae son parásitos de huevos de insectos palo; los Chrysidinae son parásitos de aculeados solitarios, incluso Sphecidae, Apidae, Megachilidae, Halictidae y Vespidae (compendiadas por Clausen 1940). Sin embargo, los hospederos son solamente conocidos para cerca del 10% de las especies (Kimsey y Bohart 1991). Se piensa que todos los crisididos son ectoparásitos, aunque Clausen (1940) sugiere que existe al menos una especie, *Pseudospinolia neglecta* (Shuckard) que es endoparasítica. Existe una especie sudamericana del género *Pseudospinolia*, *P. chilensis*, pero no se conoce nada sobre su biología. No se conoce mucho sobre la biología de los crisididos neotropicales. Janvier (1933) describe hospederos para *Chrysis* y *Pleurochrysis*. Coville (1981) encontró que *Caenochrysis* es parásito de varias especies de *Trypargilum* (Sphecidae). Los hospederos fasmátidos para unas pocas especies de Amiseginae fueron publicados por Costa Lima (1936) y Kimsey (1990).

Los crisidinos son todos parásitos de nidos de avispas aculeadas. Su comportamiento no es especializado, simplemente entra al nido de los hospederos y deposita sus huevos

en las celdas de los hospederos o sobre larvas hospederas, esté o no presente la hembra. Tienen un integumentario pesado, con frecuencia toscamente esculturado, con pocas membranas intersegmentales expuestas. Estas modificaciones les brindan protección contra las hembras hospederas. Los crisidinos tienen una serie de modificaciones adicionales que los protegen del aguijoneo de los hospederos. El metasoma es rígido y en forma de copa, con tergos fuertemente convexos y esternos planos o cóncavos. Dado que ellos aun necesitan flexibilidad para la oviposición, los restantes segmentos metasomales, que están retraídos telescópicamente dentro del metasoma, sirven como un tubo flexible y movable para la oviposición (Kimsey 1992). Cuando son atacados estos crisididos pueden plegarse en si mismos para formar una bola mediante el mantenimiento del metasoma en contacto con las patas y el vientre del tórax. El borde posterior del metasoma también cubre el frente de la cara y las antenas. Hembras de las avispas esfécidas del género *Sceliphron* pueden ser observadas abrazando especímenes de *Chrysis angolensis* Brullé enrollados, que luego arrojan fuera de sus nidos. No es necesario decir que esto no los libera del crisidido.

La mayoría de los crisididos son completamente alados; esto no obstante, sólo unas pocas especies parecen dispersarse lejos; los endemismos son bastante comunes, particularmente en los Amiseginae. En América, solamente 3 especies presentan hembras sin alas o braquípteras: en Norteamérica *Amisega bella* (Krombein), y en la Región Neotropical *Nesogyne taino* Krombein (en Jamaica), y *Amisega chilensis* Kimsey (en Chile).

Métodos de colección

Los crisididos son más frecuentemente observados corriendo sobre el suelo, visitando flores o descansando sobre la vegetación. Son más efectivamente colectados con el uso de trampas Malaise o manualmente con red. Los amiseginos son con frecuencia bastante crípticos y pueden ser también crepusculares, circunstancia que dificulta su captura manual. Pueden ser adecuadamente colectados en bandejas amarillas, llenas con agua jabonosa.

Clave para las subfamilias, tribus y géneros neotropicales de Chrysididae

(MOD significa Diámetro Medio Ocular).

1 Metasoma cilíndrico en sección transversal, con 4 segmentos visibles en hembras y 5 en machos; propodeo generalmente como una caja en perfil, con superficie dorsal algo horizontal 2

- Metasoma con dorso fuertemente convexo y plano o cóncavo ventralmente, con 3 segmentos visibles en ambos sexos, algunas veces una parte estrecha visible del cuarto segmento; propodeo abruptamente en declive posteriormente, en perfil corto y triangular, sin superficie dorsal; Chrysidinae 8

2(1) Pronoto estrecho submedialmente y bisectado por un surco transverso (Figuras 36.1, 36.2); frente convexa sobre las cuencas antenales; clipeo profundamente emarginado debajo de cada cuenca antenal, con truncación medial proyectada (Figura 36.3); Cleptinae 3

- Pronoto subcuadrado, no estrecho submedialmente y sin surco transverso; frente plana o cóncava sobre las cuencas antenales (Figura 36.4); clipeo no profundamente emarginado debajo de cada una de las cuencas antenales, sin truncación medial proyectada (Figura 36.4); Amiseginae 4

3(2) Uñas tarsales con grandes dientes subparalelos (Figura 36.5); pronoto con surco longitudinal medial profundo, uniéndose al surco o depresión transversa a lo largo de la margen posterior (Figura 36.6); ojos grandes y abultados; longitud del espacio malar menor de 1.5 MOD (Figura 36.7); frecuentemente con marcas blancas *Cleptidea*

- Uña tarsal con diente medio pequeño, perpendicular; pronoto simple medialmente (Figura 36.8); ojos pequeños y siguiendo el contorno de la cabeza; espacio malar usualmente 1.5 MOD de largo o más largo *Cleptes*

4(2) Metanoto en la parte media más de la mitad del largo del escudelo *Anadelphe*

- Metanoto en la parte media menos de la mitad de la longitud del escudelo 5

5(4) Propodeo con ángulo posterolateral, diente o proyección; carena occipital bien desarrollada al menos dorsalmente 6

- Propodeo posterolateralmente redondeado, carena occipital ausente 7

6(5) Pronoto sin surco a lo largo de la margen anterior; braquíptero; carena occipital presente solo dorsalmente; ángulo propodeal más delgado y digitado (Figura 36.9) *Nesogyne*

- Pronoto con surco a lo largo de la margen anterior (Figura 36.10); alas bien desarrolladas; carena occipital bien desarrollada dorsalmente y lateralmente; ángulos propodeales usualmente cortos y agudos o despuntados *Adelphe*

7(5) Espacio malar corto, mucho menos de la mitad de la longitud del ojo (Figura 36.11); gena sin carena; pronoto sin surco posteromedial *Amisega*

- Espacio malar largo, al menos la mitad de la longitud del ojo; gena con carena en forma de hoja o cuchilla (Figura 36.12); pronoto con surco corto posteromedial profundo *Duckeia*

8(1) Tergo 3 sin fila subapical de fosos y uñas tarsales dentadas; occipucio sin cinturón transverso, carena o gancho;

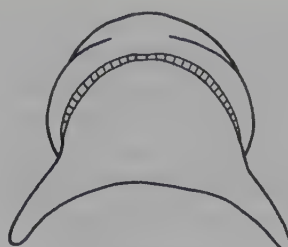


Figura 36.1

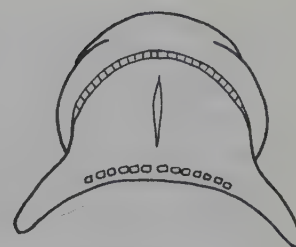


Figura 36.2

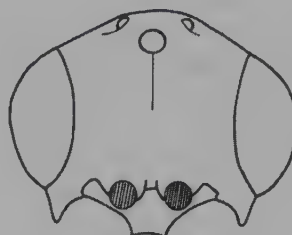


Figura 36.3

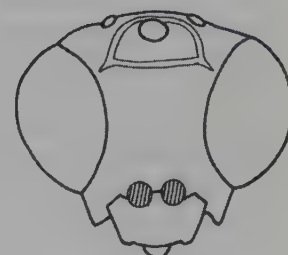


Figura 36.4



Figura 36.5

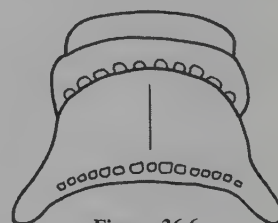


Figura 36.6

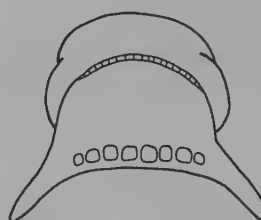


Figura 36.8

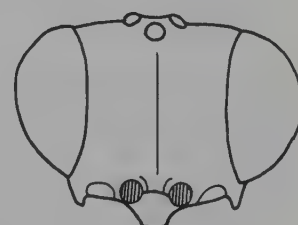


Figura 36.7

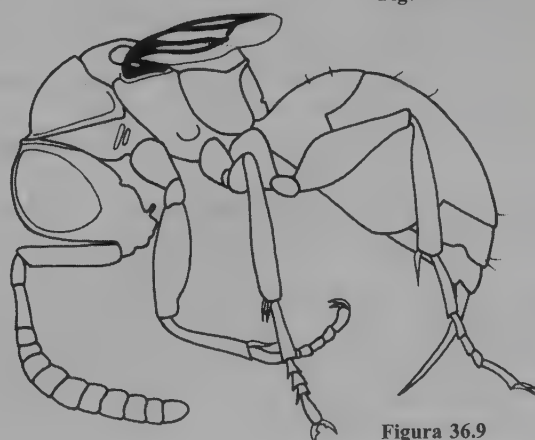


Figura 36.9

- mesopleura con surco escrobal oblicuo; Elampini 9
- Tergo 3 con fila subapical de fosos (algunas veces tenue u obsolescente, Figura 36.13) y uñas tarsales edentadas; occipucio con cinturón transverso o carena sobre el foramen, frecuentemente finalizando en un gancho (Figura 36.14 (raramente ausente); mesopleura con surco escrobal horizontal o ausente; Chrysidinae 16

- 9(8) Escudelo anteriormente con tubérculo sobre el borde de la fosa alar (Figura 36.15); notaulos escudales representados en filas profundas y cercanas entre sí; tergo del macho 3 deprimido medialmente y diferencialmente esculpado con una franja sedosa a lo largo de la línea media (Figura 36.16), tergo 3 de la hembra puede estar apical y medialmente indentado o emarginado *Exallopysga*
- Escudelo anteriormente con curvatura uniforme, sin tubérculo sobre el borde de la fosa alar; notaulos escudales diversos; macho y hembra con tergo 3 no modificado ... 10

- 10(9) Uña tarsal con un solo diente perpendicular submedial (Figura 36.17); cara plana ligeramente cóncava con al menos una estrecha zona de fino abultamiento en forma de cresta transversal en la base del escapo *Hedychridium*
- Uña tarsal con un sólo diente subparalelo subsidiario, o 2 o más dientes subsidiarios; cara diversa 11

- 11(10) Vena medial del ala anterior recta o suavemente curva medialmente, uña tarsal posterior con un solo diente subsidiario (excepto algunos machos) 12
- Vena medial del ala anterior fuertemente arqueada medialmente; uña tarsal posterior usualmente con 2 o más dientes subsidiarios 13

- 12(11) Cabeza con tubérculo agudo en la base de la fosa oral; fémur posterior agrandado en el macho y marrón o negro no metálico; esterno 3 de la hembra con surcos transversos sub-basales y con frecuencia un lóbulo o diente apico-medial (Figura 36.18); tibia media y posterior usualmente con foso en la superficie interna *Hedychrum*
- Cabeza sin tubérculo agudo en la base de la fosa oral; fémur posterior del macho no agrandado, con color metálico; esterno 3 de la hembra no modificado; tibia media y posterior sin foso sobre la superficie interior *Pseudolopyga*

- 13(11) Celda medial del ala anterior sedosa *Holopyga*
- Celda medial del ala anterior sin sedas 14

- 14(13) Metanoto mucronado y plano dorsal (Figura 36.19); escudo con puntos toscos y regulares; tergo 3 con estructura apical llena de membranas y en forma de hocico; cuenca del escapo plana o superficialmente cóncava, frecuentemente con crestas transversas en forma de U o arru-

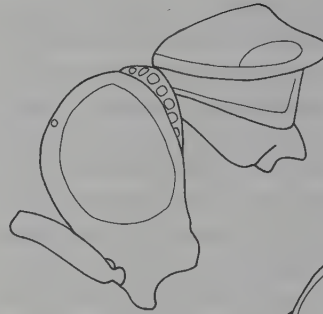


Figura 36.10

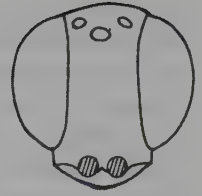


Figura 36.11



Figura 36.12

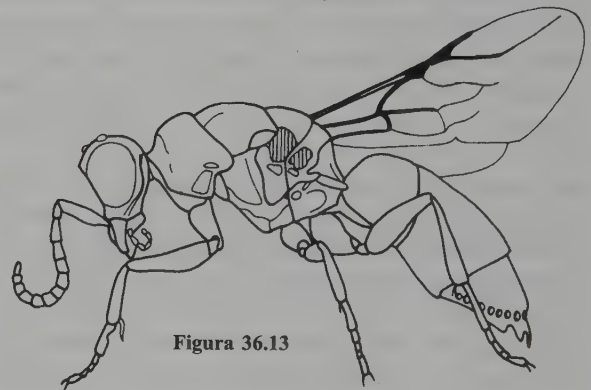


Figura 36.13

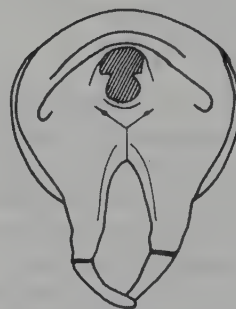


Figura 36.14

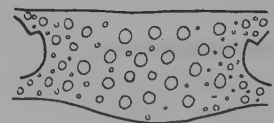


Figura 36.15

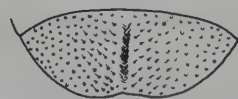


Figura 36.16



Figura 36.17

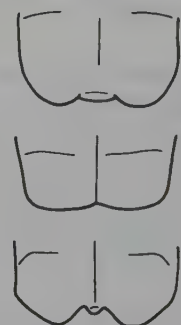


Figura 36.18

- gas (Figura 36.20); gena de la hembra con fila de sedas uniformes y erectas (Figura 36.21) *Elampus*
- Metanoto redondeado; tergo 3 sin estructura apical en forma de hocico; puntos del escudo usualmente esparcidos y agrupados a lo largo o entre los notaulos, o enteramente ausentes; cuenca del escapo por lo común profundamente cóncava y lisa; gena de la hembra sin fila uniforme de sedas 15

- 15(14)** Carena transpleural extendida hasta el ápice del ángulo propodeal (Figura 36.22); espacio malar disecado horizontalmente por una carena genal, área subgenal no delimitada; omaulo + surco escrobal con 1 carena *Omalus*
- Carena transpleural extendida debajo del ángulo propodeal (Figura 36.23); espacio malar no disecado horizontalmente por carena genal, área subgenal usualmente encerrada por una segunda carena (Figura 36.24); omaulo + surco escrobal encerrados por 2 carenas *Holophris*

- 16(8)** Mesopleura no dividida horizontalmente por surco escrobal (Figura 36.25), parte esclerotizada Rs del ala anterior finalizando a al menos 1.5 MOD desde la margen anterior del ala 17
- Mesopleura dividida horizontalmente por surco escrobal, o Rs del ala anterior finalizando cerca al margen anterior del ala 21

- 17(16)** Borde apical del tergo 3 blancuzco con 6 o más dientes (Figura 36.26), ápice metanotal proyectado ampliamente hacia atrás (Figura 36.27), celda discoidal del ala anterior ausente (Figura 36.28; una especie de Argentina *Gaullea*
- Borde apical del tergo 3 no blancuzco excepto algunas veces como una mancha lateral, otros caracteres diversos 18

- 18(17)** Pronoto con carena sublateral aguda, recta, proyectada; esterno 4 del macho salido y relativamente grande (Figura 36.29); cara con carena transversa frontal extendida hacia atrás hasta encerrar el ocelo medio (Figura 36.30) *Ipsiura*
- Carena pronotal ausente o puntuada e irregular, no proyectada; otros caracteres diversos 19

- 19(18)** Propodeo con un diente medial dirigido hacia arriba; área subgenal discreta y delimitada por carenas; celda discoidal del ala anterior completa (Figura 36.31); lóbulo dorsal metapleural digitado y proyectado desde el ángulo propodeal *Exochrysis*
- Propodeo sin un diente medial propodeal, o si con uno (especies muy pequeñas), celda discoidal del ala anterior incompleta y área subgenal no definida; diente metapleural dorsal triangular y paralelo con ángulo propodeal 20

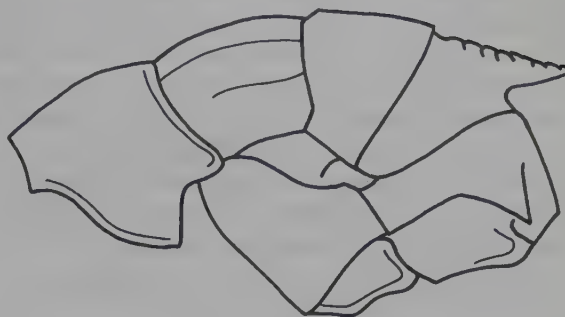


Figura 36.19

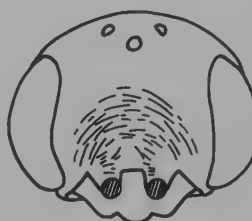


Figura 36.20



Figura 36.21

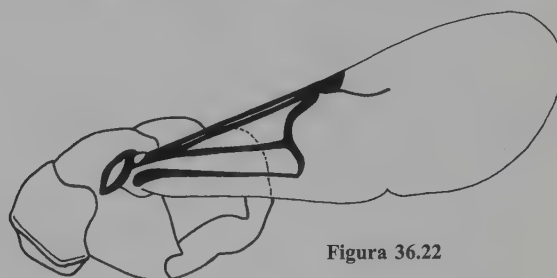


Figura 36.22

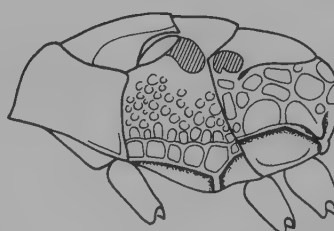


Figura 36.23



Figura 36.24

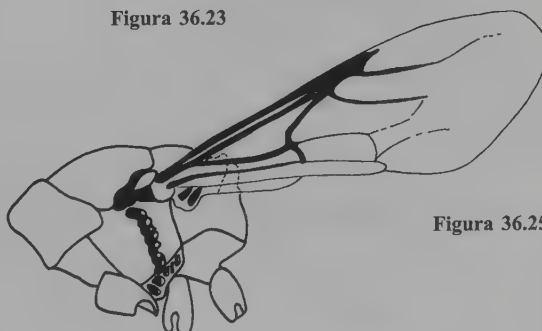


Figura 36.25

- 20(19) Tergo 3 sin filas de fosos o solo indicada por fositos muy pequeños, poco o ningún abultamiento anterior a los fositos (Figura 36.32); declive pronotal anterior usualmente sin fosos submediales, o estos son indistinguibles de los puntos vecinos *Neochrysis*
- Tergo 3 con fila de fosos indicada por una depresión, al menos algunos fosos grandes y profundos, abultamiento anterior a los fosos usualmente presente; declive pronotal anterior con 2 fosos submediales profundos *Pleurochrysis*
- 21(16) Borde apical del tergo 3 uniformemente redondeado,

- sin dientes distinguibles; Rs del ala anterior con parte esclerotizada finalizando a más de 2 MOD desde la margen anterior del ala (especies raras) *Pseudospinolia*
- Borde apical del tergo 3 dentado, y/o Rs del ala anterior con parte esclerotizada finalizando a menos de 2 MOD desde la margen anterior, algunas veces terminando en la margen alar 22
- 22(21) Borde apical del tergo 3 con 4 a 6 dientes o ángulos (una especie con 4 lóbulos débiles) (Figura 36.33) ... *Chrysis*
- Borde apical del tergo 3 con 0 a 3 dientes o ángulos *Caenochrysis*

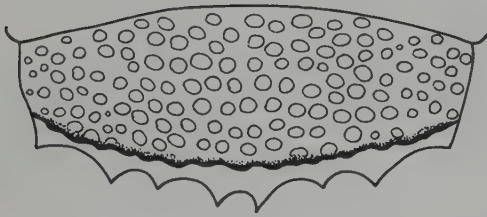


Figura 36.26

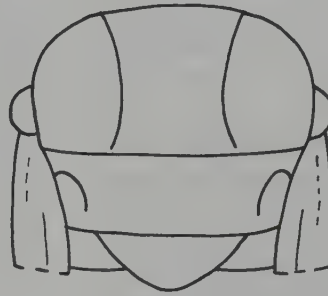


Figura 36.27

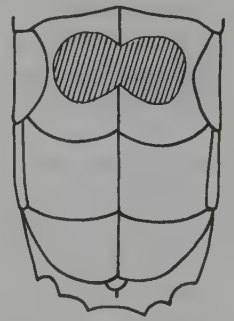


Figura 36.29

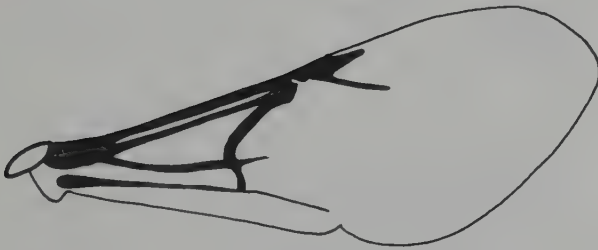


Figura 36.28

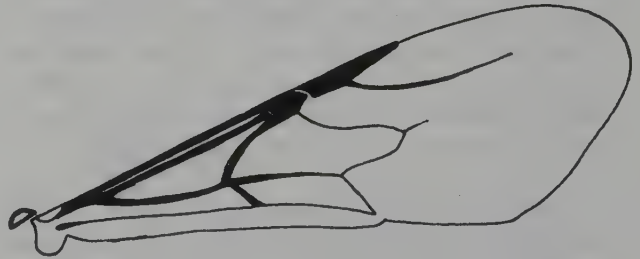


Figura 36.31

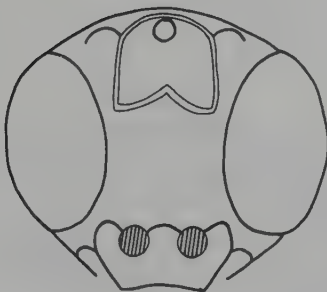


Figura 36.30



Figura 36.32

Cleptinae

La subfamilia Cleptinae está representada en la Región Neotropical por aproximadamente 20 especies en dos géneros, *Cleptes* Latreille y *Cleptidea* Mocsáry. Solamente dos especies de *Cleptes* ocurren en esta región, una en México y la otra en el norte de Argentina. Las especies de *Cleptidea* son notablemente coloreadas en azules, púrpuras, blancos y rojos. Machos y hembras son sexualmente dimórficos solamente en el número de segmentos metasomales visibles, 5 en machos, 4 en hembras y el número de segmentos antenales. Géneros revisados en Kimsey (1981, 1986a).

Amiseginae

Hay aproximadamente 60 especies de amiseginos en cinco géneros: *Adelphe* Schulz, *Amisega* Cameron, *Anadelphe* Kimsey, *Duckeia* Costa Lima y *Nesogyne* Krombein en Centro y Sudamérica. Kimsey (1986b, 1987) revisa algunos de estos grupos. Sin embargo, aún hay numerosas especies sin describir de *Adelphe* y *Amisega* en Sudamérica.

Chrysidinae

Su distribución es la más grande alrededor del mundo, y es

la subfamilia más rica en especies de Chrysididae. En la tribu Elampini hay casi 36 especies en nueve géneros: *Elampus* Spinola, *Exallopysga* French, *Hedychridium* Abeille, *Hedychrum* Latreille, *Holophris* Mocsáry, *Holopyga* Dahlbom, *Muesebeckidium* Krombein, *Omalus* Panzer y *Pseudolopyga* Krombein.

Bohart y Kimsey (1978) revisan las especies de *Hedychridium* del Hemisferio Occidental. Kimsey (1998) agrega dos nuevas especies de Costa Rica. French (1985) describe y revisa el género *Exallopysga*, en tanto que Huber y Pengelly (1978, 1980) revisan las especies de *Elampus* del Nuevo Mundo.

En la tribu Chrysidini hay aproximadamente 110 especies en nueve géneros: *Caenochrysis* Kimsey y Bohart, *Ceratochrysis* Cooper, *Chrysis* Linnaeus, *Exochrysis* Bohart, *Gaullea* Buysson, *Ipsiura* Linsenmaier, *Neochrysis* Linsenmaier y *Pseudospinolia* Linsenmaier. Entre estos géneros, *Exallopysga* y *Gaullea* son endémicos de la Región Neotropical. *Gaullea* es monotípico y se encuentra solamente en el norte de Argentina. Los géneros *Hedychridium*, *Muesebeckidium*, *Omalus* y *Ceratochrysis* son primariamente norteamericanos, con una pequeña cantidad de especies en la Región Neotropical.

Géneros relacionados con *Neochrysis*, *Ipsiura*, *Exochrysis* y *Pleurochrysis*, son revisados en Kimsey (1985), mientras que Bohart (1985) revisa *Ipsiura*. Por otra parte, Linsenmaier (1984, 1985) describe nuevas especies de *Neochrysis* y *Caenochrysis* (en el género *Trichrysis*).

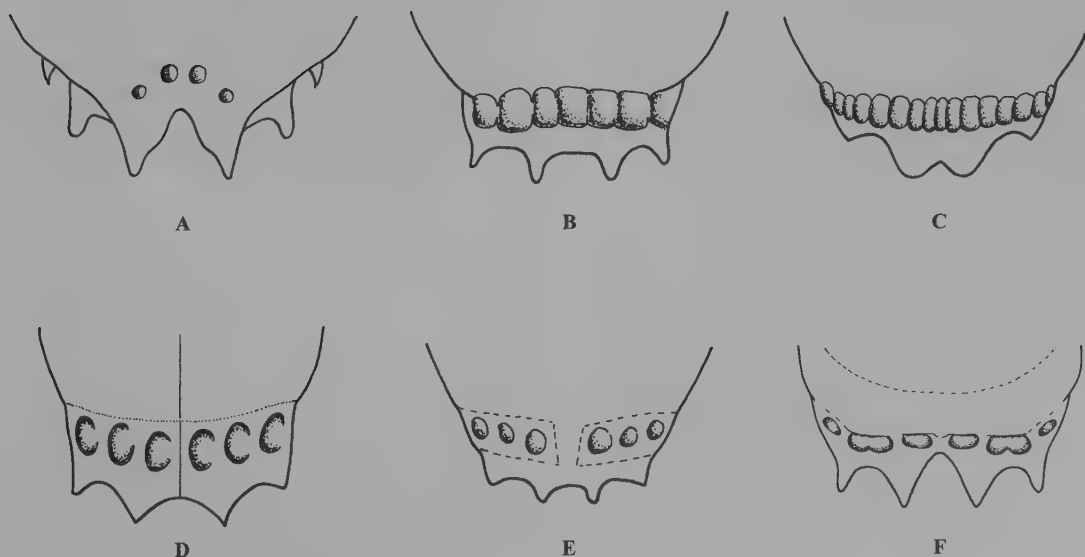


Figura 36.33

Literatura citada

- Bohart, R. M. 1985. New *Ipsiura* and a key to known species of the genus. *Journal of the Kansas Entomological Society* 58:708-720.
- Bohart, R. M. y L. S. Kimsey. 1978. A revision of the New World species of *Hedychridium*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 91:590-635.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chryridoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Cameron, P. 1888. Chrysididae, pp. 1-147, en: Cameron, P. 1883-1900. *Biologia centrali-americana I. Insecta, Hymenoptera*.
- Carpenter, J. M. 1986. Cladistics of the Chryridoidea. *Journal of the New York Entomological Society* 94:303-330.
- Carrillo, S. J. L. y L. E. Caltagirone. 1970. Observations on the biology of *Solierella peckhami*, *S. blaisdelli* and two species of Chrysididae. *Annals of the Entomological Society of America* 63:673-681.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. Hafner Pub. Co., New York.
- Costa Lima, A. da. 1936. Sur un nouveau Chryside: *Duckeia cyanea*, parasite des oeufs de Phasmide. *Livre Jubilaire E.-L. Bouvier* 1936:173-175.
- Coville, R. E. 1981. Biological observations on three *Trypoxylon* wasps in the subgenus *Trypargilum* from Costa Rica: *T. nitidum schulthessi*, *T. saussurei* and *T. lacteitarise*. *Pan-Pacific Entomologist* 57:332-40.
- Ducke, A. 1913. As Chrysididas do Brasil. *Catalogo da fauna Brasileira, Museu Paulista, São Paulo* 4:1-31.
- French, L. D. 1985. *Exallopogon*, a new genus of neotropical Elampinae. *Journal of the Kansas Entomological Society* 58:620-625.
- Huber, J. T. 1980 (1979). Two new species of *Elampus* from Puerto Rico and Cuba with notes on *Elampus viridis* Cresson. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 110:47-51.
- Huber, J. T. y D. H. Pengelly. 1978 (1977). A revision of the genus *Elampus* Spinola (*Notozus* of authors). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 108:75-137.
- Janvier, H. 1933. Étude biologique de quelques Hyménoptères du Chili. *Thèses a la Faculté des Sciences de l'Université de Paris* 16:210-356.
- Kimsey, L. S. 1981. The Cleptinae of the Western Hemisphere. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94:801-818.
- Kimsey, L. S. 1985. Distinction of the «*Neochrysis*» genera and description of new species. *Psyche* 92:269-286.
- Kimsey, L. S. 1986a. *Cleptidea* revisited. *Journal of the Kansas Entomological Society* 59:314-324.
- Kimsey, L. S. 1986b. New species of the American genus *Adelpho* Mocsáry. *Insecta Mundi* 1:197-205.
- Kimsey, L. S. 1987. New genera and species of neotropical Amiseginae. *Psyche* 94:57-76.
- Kimsey, L. S. 1990. Zoogeography of the Amiseginae and a remarkable new chrysidid wasp from Chile. *Psyche* 97:141-145.
- Kimsey, L. S. 1992. Functional morphology of the abdomen and phylogeny of chrysidid wasps. *Journal of Hymenoptera Research* 1(1):165-174.
- Kimsey, L. S. 1998. Two new species of Central American *Hedychridium*. *Proceedings of the Washington Entomological Society* 100:104-107.
- Kimsey, L. S. y R. M. Bohart. 1981 (1980). A synopsis of the chrysidid genera of neotropical America. *Psyche* 87:75-91.
- Kimsey, L. S. y R. M. Bohart. 1990. *The chrysidid wasps of the world*. Oxford Science Publications, Oxford, New York, Tokyo.
- Linsenmaier, W. 1984. Das subgenus *Trichrysis* Lichtenstein in Nord und Südamerika. *Mitteilungen Schweizerischen Entomologische Gesellschaft* 57:194-224.
- Linsenmaier, W. 1985. Revision des genus *Neochrysis* Linsenmaier. *Entomofauna* 26:425-487.
- Rosenheim, J. A. y J. K. Grace. 1987. Biology of a wood-nesting wasp, *Mimumesa mixta* (W. Fox) and its parasite *Elampus viridicyaneus* Norton. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 89:351-355.

Familia Bethylidae

J. M. Vargas-Rojas y M. Terayama

Diagnosis

Los adultos de Bethylidae son predominantemente negros o marrón oscuro, pero en el Neotrópico se pueden observar coloraciones metalizadas entre el verde, el azul y el rojo, como ocurre en algunos epirinos.

Los betílidos son comprimidos dorsoventralmente y su tamaño varía de 1 a 20 mm (Figura 37.1) (Terayama 2003a). En algunos géneros y especies, los sexos son difíciles de correlacionar, dado que las hembras son usualmente ápteras (Figura 37.3A) u ocasionalmente subápteras, y los machos adultos son macrópteros; en otros géneros se presentan tanto formas ápteras como sub-ápteras (Clausen 1962).

La cabeza es prognata usualmente, las antenas se insertan próximas al clipeo, con 12 o 13 segmentos, número que permanece constante en ambos sexos; las antenas pueden ser filiformes (machos de *Apenesia*), mazudas (hembras de *Dissomphalus*) o pectinadas (machos de *Calyozina*, *Anysepyrs* y *Rhabdepyris*); la condición antena pectinada aún no ha sido ampliamente estudiada en la fauna de betílidos del Neotrópico y aunque parece estar restringida a algunos géneros especializados de Epyrinae, aún no se conoce el alcance de este carácter dentro de la discriminación de grupos naturales (Vargas 2001). El clipeo es de gran importancia en la clasificación (Azevedo 1991). Los palpos maxilares tienen no más de 6 segmentos y los labiales no más de 3, las mandíbulas tienen muchos dientes apicales (de 1 a 5, rara vez 7) (Evans 1964). La forma de la cabeza y la posición de los ojos y ocelos son características importantes para el reconocimiento de las especies.

El pronoto consiste en un collar anterior y en un disco dorsal. El mesoscuto puede o no tener las suturas parapsidales y las notaulicas. El



Figura 37.1

escudelo puede tener un sulco transversal y/o un par de foveas (Evans 1964). El propodeo es más desarrollado en relación con el tórax; la forma y escultura es bastante variada, y son usadas en la clasificación. En los especímenes ápteros, las patas son excavadoras, las tibias medias pueden estar dotadas de espinas y las garras tarsales poseen de 1 a 3 dientes con forma variada. Las alas anteriores, cuando presentes, tienen venación reducida, con no más de seis celdas cerradas; las posteriores no presentan celdas cerradas.

El gáster presenta 7 u 8 segmentos. Algunos géneros tienen una genitalia compleja, con los parámetros y cúspides divididos en lóbulos ventrales y dorsales. La volsela puede poseer una porción mediana formando líneas radiales, designada como «Vanus». El edeago puede ser simple o complejo; cuando complejo, está subdividido en lóbulos dorsal mediano y ventral (Snodgrass 1941).

Evans (1964) comenta que la venación alar en la parte externa del ala anterior es muy inconspicua en toda la familia; en la mayoría de los betílidos hay varias franjas hialinas, las cuales presumiblemente marcan el curso de las primeras venas; estas franjas hialinas parecen ser total-

mente constantes en varios complejos de géneros y especies y es probable que puedan ser utilizados algún día generalizadamente en la clasificación.

En algunos géneros, la subcosta está ampliamente engrosada apicalmente, justo antes del estigma, simulando un segundo estigma, por lo que se le ha denominado prostigma.

En el género *Pristocera* el cúbito está incompleto basalmente, pero la base de esta vena está típicamente preservada en la subfamilia, en la que ésta aparece como una pequeña vena que nace de la vena basal. En algunos géneros de Bethylinae esta vena encierra una pequeña celda o areola que es equivalente a la primera celda discoidal de la mayoría de los aculeata. La denominada celda discoidal de *Pristocera* y otros betilidos es actualmente la segunda celda discoidal; las celdas marginal y submarginal cerradas están presentes solo en algunos betilinos; en los pristocerinos y epyrinos éstas celdas están abiertas o no distinguiblemente cerradas.

Filogenia

Según Brothers y Carpenter (1993), Bethylidae pertenece a una superfamilia monofilética (Chrysidoidea) dentro de la cual la familia Plumaridae es la menos derivada, seguida por Scolebythidae y (Bethylidae + Chrysidae) aparecen

formando el grupo hermano de (Sclerogibbidae + (Drynidae + Embolemidae)). En el primer análisis hennigiano de las relaciones superiores de los himenópteros, basado en caracteres del ovipositor, Oeser (1961) establece que los Aculeata son monofiléticos y se distribuyen en dos linajes, los Aculeata s. str. y los Chrysidoidea. Subsiguientes análisis morfológicos han soportado esta dicotomía (Figura 37.2A) (Brothers 1975; Brothers y Carpenter 1993; Ronquist *et al.* 1999b; citados por Ronquist 1999c). Por tanto, en términos de análisis cladísticos cuantitativos, hay acuerdo en que los caracteres morfológicos señalan relaciones de grupo hermano entre drinidos y embolemidos, y la posición basal de los Plumaridae (Figura 37.2A). También hay indicios de que los Chrysidae y los Bethylidae son grupos hermanos y que los esclerogibbidos pueden estar relacionados con los drinidos y los embolemidos (Figura 37.2A). La posición de los Scolebythidae permanece incierta.

Sin embargo, el arreglo filogenético interno de Bethylidae no está aún resuelto. En 1964, Evans presentó el primer trabajo sistemático a nivel de familia; este análisis trata tres subfamilias del Nuevo Mundo, siendo Bethylinae el grupo hermano de (Pristocerinae + Epyrinae). Así mismo, ofrece una hipótesis sobre las relaciones entre los géneros de cada subfamilia. Infortunadamente, pocos caracteres morfológicos fueron indicados para explicar tales relaciones. Terayama (2003a) analiza cladísticamente la familia, usando

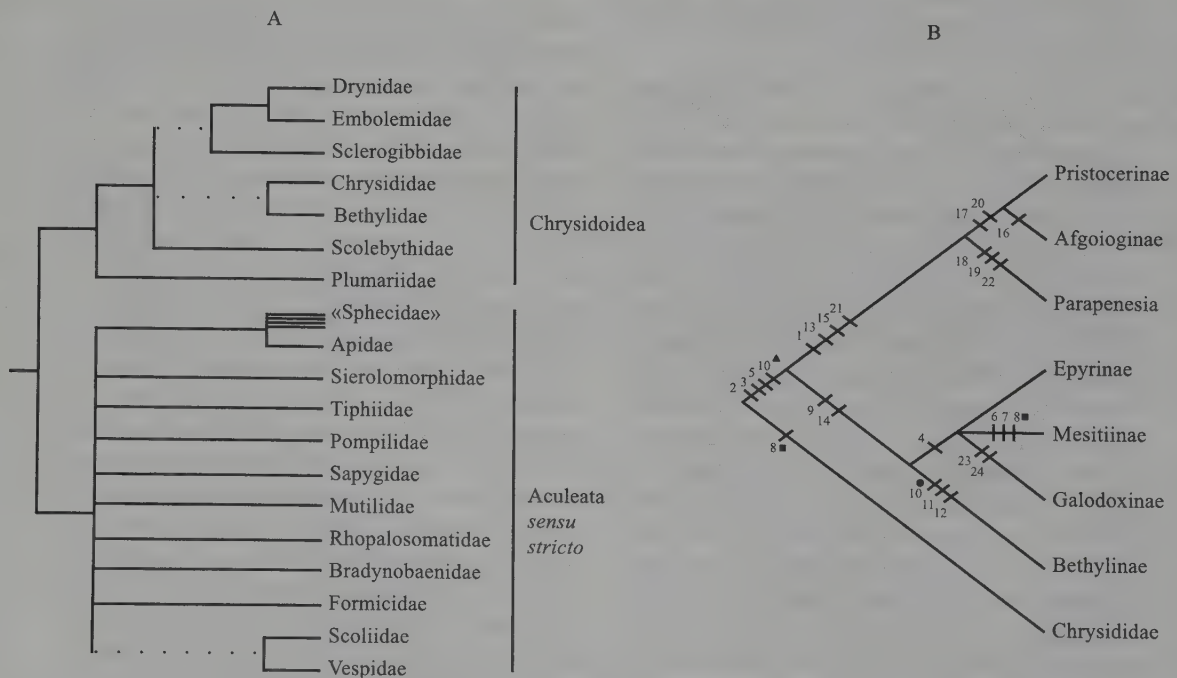


Figura 37.2: A. Resumen de lo que se conoce acerca de las relaciones de los aculeados (Ronquist 1999c). Las líneas sólidas representan relaciones bien soportadas, las líneas punteadas sugieren relaciones. B. Propuesta de filogenia para las subfamilias de Bethylidae (Terayama 2003a). ▲: muestra reversión tardía. ●: reversión de cambios previos. ■: convergencia en cualquier lugar del árbol.

todas las subfamilias posibles, y obtiene un árbol más parsimonioso; de este análisis reconoce seis subfamilias, incluye Afgioiinae en Pristocerinae, propone la nueva subfamilia Parapenesiinae, establece a Epyrinae, Mesitiinae y Galadoxinae como grupos hermanos entre sí y sostiene a Galadoxinae en su actual posición.

Por otro lado, Evans (1964) asume que el betílido ancestral fue similar a un Tiphidae, sin fuerte dimorfismo sexual, ambos sexos bien alados y al menos seis celdas cerradas en el ala anterior, antena con 13 segmentos, seis palpos maxilares, tres palpos labiales y un bien desarrollado metanoto. Este ancestro era moderadamente más grande que los Bethyidae actuales, y presentaba el desarrollo de una sola larva por hospedero. La evolución a partir de esta forma generalizada incluye la reducción en la talla del cuerpo y el desarrollo de varias estructuras corporales, incluyendo la segmentación antenal y palpal, ojos, ocelos, carena occipital, notaulo, metanoto y, por supuesto, la reducción en la venación alar así como la talla del ala, llegando a perderse las alas y las tégulas totalmente en las hembras de los Pristocerinae y en ambos sexos de algunos Epyrinae especializados.

También resulta importante la adquisición de ciertas estructuras especializadas tales como los fosos tergaes en *Dissomphalus*, las antenas pectinadas de *Calyozina*, *Procalyzoa*, *Epyris*, recientemente halladas para *Rhabdepyris* en especímenes colombianos (Vargas 2001) y brasileños (Azevedo, comunicación personal), las modificaciones del pronoto en *Aspidepyris*, *Bakeriella* y *Anisepyris*, y la condición bilobada de los parámetros de la genitalia del macho en varios géneros como por ejemplo *Pseudisobrachium*.

Los Bethyidae más derivados desarrollaron patrones comportamentales elaborados, incluyendo el sometimiento de grandes hospederos (mediante repetidas punzadas, primero en la garganta —aparentemente con el ánimo de paralizar las mandíbulas—, y luego en abdomen y patas), colocación de varios huevos en un solo hospedero, cuidado maternal de los huevos y las larvas, alimentación de la hembra adulta sobre el hospedero, etc. (Evans 1964).

Taxonomía

La familia Bethyidae es una familia de himenópteros poco estudiada, cosmopolita y que ocupa una posición central en la superfamilia Chrysidoidea. Según Terayama (2003a), está integrada por casi 1.900 especies nominales, excluyendo las especies fósiles y, probablemente, con más especies sin describir que descritas, ubicadas en 84 géneros y en las subfamilias: Mesitiinae, Galadoxinae, Pristocerinae, Epyrinae, Bethyinae y la recientemente propuesta subfamilia Parapenesiinae. Terayama (2003b) presenta claves para 64 géneros mundiales de estas seis subfamilias. Gordh y Móczár (1999)

hicieron un gran aporte a la taxonomía del grupo al desarrollar el primer catálogo mundial de la familia.

Dentro de los trabajos neotropicales resaltan los de Azevedo, quien revisa el género *Dissomphalus* (1999a), realiza trabajos sobre los géneros *Rhabdepyris* (1999b) y *Lepidosternopsis* (1999c) y aporta la sinopsis neotropical del género *Dissomphalus* (2003).

Biología y distribución

La familia está constituida, en el Neotrópico, por las subfamilias Bethyinae, Epyrinae y Pristocerinae (Evans 1964), 21 géneros y más de 450 especies (quedando muchas por describir), distribuidas en 3 subfamilias aproximadamente así: 45% especies en Epyrinae, 10% de especies en Bethyinae y 45% de especies en Pristocerinae y el género *Omaloderus* Walker (Incertae Cedis) cuya ubicación es aún incierta.

Finnamore y Brothers (1993) opinan que ésta es probablemente la familia más grande al interior de la superfamilia; según Terayama (1996), son particularmente abundantes en el Neotrópico los géneros *Apenesia*, *Pseudisobrachium* y *Dissomphalus*, pertenecientes a la subfamilia Pristocerinae.

Quizás el país neotropical que ha recibido recientemente mayor atención, en relación con el estudio de los betílidos, es Brasil, mediante el trabajo del Doctor Celso Oliveira Azevedo y colaboradores en la Universidade Federal do Espírito Santo; en Colombia, recientemente se ha registrado el género *Pseudisobrachium* y se han descrito 5 nuevas especies a partir de hembras ápteras de la familia Pristocerinae (Vargas y Terayama 2002), a partir de material de la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt.

Los betílidos evolucionaron hacia la explotación de hospederos de vida libre y originalmente de talla moderada a grande y posteriormente de pequeña talla (empleando uno a varios por celda de nidificación). Por otro lado, desarrollaron la capacidad de explotar pequeñas larvas alojadas en situaciones protegidas (en suelo, tallos, corteza o semillas).

Estas pequeñas avispas exhiben varias adaptaciones para acceder a los hábitat de sus hospederos (patas fosoriales, cuerpos deprimidos, alas reducidas, etc.). Algunas de las especies desarrollaron diferentes tipos de ataque a grandes hospederos, pero manteniendo su escasa talla (Evans 1964). Así mismo, Clausen (1962) cita para el caso de *Laelius anthrenivorus* mordisqueo por parte de la hembra en la garganta de la hembra hospedera, aparentemente con el objeto de dañar el ganglio cervical.

El múltiple parasitismo presente en Bethyidae, recuerda a varios de los Parasitica, pero es totalmente diferente de los demás Aculeata (Figura 37.2A). Algunos de estos betílidos gregarios desarrollaron tipos complejos de polimorfismo (Evans 1964), y algunas especies, como por ejemplo

Sclerodermus domesticus, presentan tipos únicos de comportamiento subsocial (Casale 1991; citado por Azevedo 1991). Muchos acarrear o arrastran su presa hasta una hendidura, exhibiendo comportamientos de porte de presas y cierre del nido similares a los procedimientos utilizados por muchos aculeados típicos, aunque también pueden resultar algunas veces únicos (por ejemplo el acarreo dorsal de presas de algunos *Epyris* y *Chepalonomia*).

Los betílidos presentan una fascinante diversidad en su comportamiento y desarrollo, aunque manifiestan una gran uniformidad en sus preferencias de hospedero. Una importante hipótesis es presentada por Bridwell (1920) y Wheeler (1928), citados por Wilson (1971), según la cual en la forma de subsocialidad presente en el género *Sclerodermus* se evidencian rastros de los orígenes del comportamiento gregario de hormigas, o al menos algunos grupos de estas, relacionado con el modelo de ataque a presas grandes que permite la oviposición gregaria. Las similitudes comportamentales de los Bethyilidae con muchos Aculeata tornan el estudio de sus patrones biológicos muy importante desde el punto de vista evolutivo (Azevedo 1991), pues representan una transición entre los no aculeados (Chalcidoidea) y los aculeados más avanzados.

Los betílidos son, en su mayoría, ectoparásitos gregarios. Atacan casi exclusivamente las larvas de lepidópteros y coleópteros; los lepidópteros hospederos son en su gran mayoría polillas de granos y flores, minadores de hojas, cortadores de hojas y barrenadores de brotes y frutas. Los registros de ataque sobre himenópteros se consideraron dudosos hasta hace muy poco tiempo; sin embargo, el registro de *Goniozus microstigma* Evans (De Melo y Evans 1993), como parásito de los esfécidos *Microstigma xylicola* Melo y *M. similis* Melo, es un claro ejemplo de ataque de betílidos sobre himenópteros.

En cuanto al comportamiento reproductivo, Evans (1969) describe la cópula forética; el autor considera que la cópula puede estar funcionando como un mecanismo de dispersión en las especies donde la hembra no posee alas; además, según Gordh (1990), la captura de machos y hembras en cópula (en géneros fuertemente dimórficos), es una importante evidencia de conespecificidad; la frecuente cópula endogámica de machos con hembras de la misma progenie, que aún no eclosionan completamente, puede facilitar la relación taxonómica entre sexos.

Los hospederos son usualmente contenidos en algún tipo de celda, cámara de alimentación, o capullo; el ataque sobre los hospederos expuestos raras veces ocurre. El desarrollo es siempre externo y la gran mayoría de las especies son gregarias (Clausen 1962). Cada hospedero puede recibir una o varias punzadas, lo que induce una rápida paralización, o incluso la muerte; lo más frecuente es que la parálisis sea permanente (Evans 1964). Los hospederos pueden ser car-

gados o arrastrados hacia lugares aislados, donde las hembras se alimentan de su hemolinfa y depositan uno o más huevos sobre ellos. Cuando una hembra es virgen, ella deposita huevos haploides sobre un hospedero, donde se desarrollan solamente machos. La hembra espera hasta que estos machos eclosionen y entonces puedan fertilizarla, con lo cual ella podrá, ahora, depositar sobre el mismo hospedero una segunda generación de huevos, esta vez haploides y diploides (Evans 1964). Las larvas que eclosionan son parasitoides externos. Algunas hembras permanecen junto con los hospederos hasta que su prole se desarrolla completamente, como ya se dijo, en los betílidos hay una tendencia distintiva hacia el cuidado parental de la progenie (Clausen 1962) y algunas veces más de una generación puede ser criada sobre un hospedero de tamaño grande (Azevedo 1991).

En lo relacionado con el tamaño de la camada, Kearns (1934 citado en Godfray 1994:114), observando especímenes de *Cephalonomia gallicola* —un parasitoide del escarabajo *Lasioderma serricorne*—, señala que «una escasez de hospederos parece impulsar a la hembra a colocar un gran número de huevos por hospedero individual y frecuentemente a retornar al hospedero sobre el cual previamente ella ovipositó, para colocar huevos adicionales», esto evidencia una conexión entre el tamaño de la camada y la tasa de encuentro de nuevos hospederos.

Desde Clausen (1962), los trabajos más importantes, sobre la biología de los betílidos han sido realizados por Gordon Gordh, quien aporta investigaciones propias y recoge numerosos estudios de otros especialistas, que sugieren diversas adaptaciones comportamentales y afinidades con hospederos. Hasta el momento, todas las especies de betílidos para las cuales hay información biológica disponible, son parasíticas (Gordh 1976).

Importancia económica

La importancia para el humano y las potencialidades biológicas de los Bethyilidae no han sido percibidas aún en toda su expresión, dado nuestro comparativamente débil conocimiento taxonómico y la escasa información biológica registrada hasta el momento.

Los betílidos presentan un gran potencial como controladores biológicos; las larvas (y ocasionalmente las pupas) de Coleoptera, habitantes particularmente del suelo, madera, y semillas, proveen la mayoría de sus hospederos, además, miembros de la subfamilia Bethylinae y algunos pocos de la subfamilia Epirinae atacan las larvas de Lepidoptera barrenadoras y comedoras de semillas, o portadoras de cubierta y enrolladoras de hojas (Evans 1964).

Se conoce poco sobre la forma en que las hembras localizan sus hospederos y qué determina sus rangos de preferencia. Unas pocas especies son capaces (al menos bajo condiciones de laboratorio) de desarrollarse sobre hospederos de diferentes órdenes. Los *Pristocerinae* y la mayoría de los *Epyrinae* atacan un rango de familias de escarabajos que incluyen perforadores de corteza y madera y grupos que infestan granos y legumbres almacenados junto con sus variados productos y otros materiales vegetales almacenados; entre las familias representantes se encuentran *Scolytidae*, *Cerambycidae*, *Ciidae*, *Buprestidae*, *Anobiidae*, *Dermeestidae*, *Tenebrionidae*, *Elateridae*, *Bruchidae*, *Cucujidae*, *Ptinidae*, *Bostrichidae*, *Lyctidae*, *Cleridae* y algunos *Curculionidae* (Finnamore y Gauld 1995).

No muchos representantes de la familia han sido utilizados en trabajos de control biológico; los mejor conocidos son *Prorops nasuta* Waterst y *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, especies que han sido utilizadas contra la broca del café, *Hypotenemus hampei* Ferrari, en Brasil, Colombia y en países de Centroamérica.

También es importante mencionar que algunas especies de géneros como *Cephalonomia*, *Epyris*, *Laelius* y *Sclerodermus*, han sido registradas como plagas que dañan y crean serios problemas, por sus ataques frecuentes, que pueden ser responsables de dermatitis humana (Essig 1932; Geldern 1927; Essig y Michelbacher 1932; Asahina 1953; Judd 1960;

Kawashima 1959; Matsuura 1981; Yamazaki 1982, etc., citados por Terayama 1999). Puesto que son barrenadores, pueden ser encontrados en habitaciones, principalmente cuando los pisos, ventanas, puertas o tejados son de madera. Por ejemplo *Holepyris glabratus*, *Laelius anthrenivorus*, *Epyris californicus*, que aguijonean severamente, con varios casos registrados en California (Essig 1932; citado por Azevedo, en prensa). Las picaduras de los betílidos en hombres duelen como una picadura de mosquito, pero dejan una hinchazón de color anaranjado y 1 cm de diámetro, que permanece por cerca de dos semanas (Azevedo 1999d).

Dentro de los trabajos que destacan la importancia económica de los betílidos nativos, está el desarrollado con *Goniozus legneri* Gordh (Legner et al. 1982), registrado para Centroamérica y Sudamérica (sur de Uruguay y Argentina), especie que presenta especial importancia en control biológico del gusano *Amyelois transitella* (Walker) que ataca el almendro; *G. legneri* fue liberada en 1979 en cultivos de almendro en California, produciendo datos experimentales significativos que ponen de manifiesto su potencial para el control biológico del gusano *Amyelois transitella* (navel orangeworm).

Existen varios programas de control biológico alrededor del mundo en los que han sido usados los betílidos. Estos esfuerzos han producido diferentes grados de éxito e incluyen, entre otros, controladores de plagas de cultivos de algodón, papa, uva, naranja, caña de azúcar, zapotillo, etc.

Clave para las subfamilias neotropicales de Bethyridae

La morfología utilizada en las claves de la familia Bethyridae sigue ampliamente a Evans (1964). Se recomienda que el aumento utilizado sea superior a 60x, dado que los especímenes encontrados con mayor frecuencia poseen tamaños reducidos.

- 1 Metanoto del macho bien desarrollado; escudelo y propodeo no hacen contacto medialmente; metanoto con una pequeña fosa medialmente (Figura 37.3B); hembras completamente ápteras, tégulas ausentes, con los ojos pequeños a ausentes (Figura 37.3A), propodeo frecuentemente constreñido (Figura 37.3A); altura de los ojos a lo más 0.25 veces el ancho de la cabeza, anteriormente **Pristocerinae**
- Metanoto muy reducido en ambos sexos; el escudelo en contacto con el propodeo medialmente o casi en contacto; metanoto sin fovea medialmente (Figura 37.3C); hembras con alas, braquípteras, o ápteras; ojos grandes, altura del ojo más de 0.30 veces el ancho de la cabeza 2

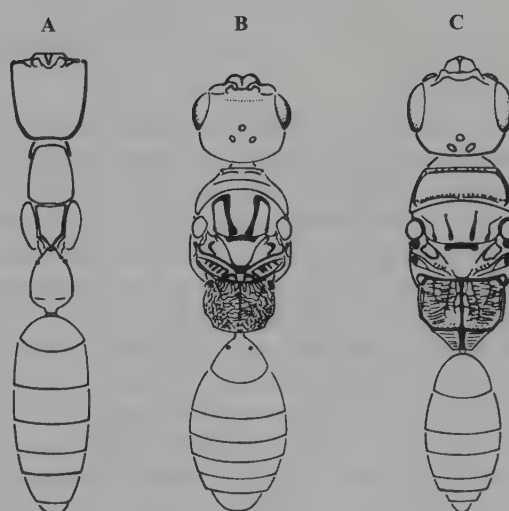


Figura 37.3

2 Vena basal de las alas anteriores simple, sin una vena o una porción de vena naciendo de ella (con pocas excepciones) (Figura 37.4); uñas débil a moderadamente curvas; frente sin carena longitudinal medial o banda brillante (lisa) extendida desde el clipeo (Figura 37.5) **Epyrinae**

- Vena basal de las alas anteriores con una vena naciendo de ella (Figura 37.6); uñas fuertemente curvas; frente usualmente con una carena longitudinal mediana o banda lisa extendida por una corta distancia desde el clipeo (Figura 37.7) **Bethylinae**

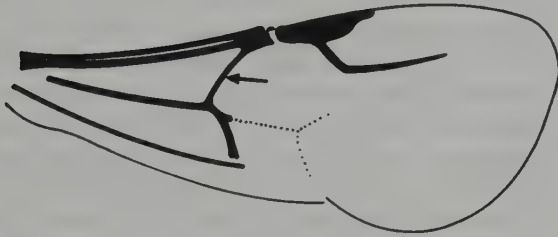


Figura 37.4

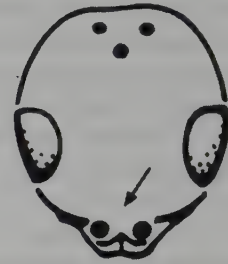


Figura 37.5

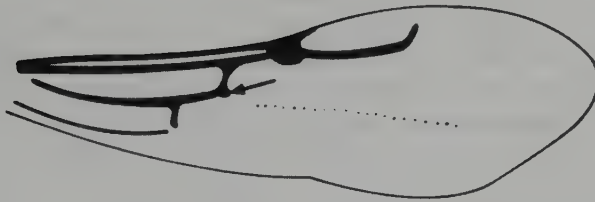


Figura 37.6

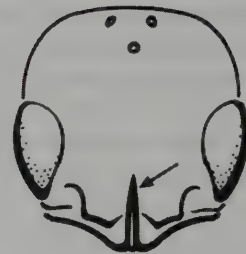


Figura 37.7

Subfamilia Pristocerinae

Todas las especies en este grupo de avispa presentan fuerte dimorfismo sexual; los machos son completamente alados y tienen ocelos, mientras las hembras se asemejan a las hormigas pues son completamente ápteras y carecen de ocelos.

Son fácilmente distinguibles de las demás subfamilias por su metanoto bien desarrollado, y la vena basal simple, de la cual no nace una vena (Rs+M) en el macho, y ojos pequeños (altura del ojo máximo 0.25 veces la altura de la cabeza) en la hembra (Terayama 1999). Además presentan la siguiente combinación de características.

Machos: frente sin carena longitudinal mediana o banda pulida extendida desde el clipeo; propleura alargada anteriormente; metanoto desarrollado, escudelo no en contacto medialmente con el propodeo; margen anterior del metanoto con una pequeña emarginación o fovea; esquinas posterodorsales del propodeo sin espinas; segundo segmento metasomal pequeño, contando con mucho menos de la mitad de

la longitud del metasoma en vista dorsal; pterostigma presente a una distancia de la mitad o más desde la base de las alas anteriores; vena basal simple, sin cúbito; uñas débil a moderadamente curvas.

Hembras: ojos pequeños o ausentes, conformados por un máximo de 50 facetas; ocelos ausentes; pronoto más largo que ancho; mesonoto pequeño, y metanoto reducido; tégula ausente; alas ausentes; propodeo alargado, más largo que ancho.

Se conocen como parasitoides de larvas de Coleoptera. Las hembras son más raramente colectadas que los machos y frecuentemente se recogen con muestras de hojarasca mediante el uso de embudos de Berlesse, o abriendo troncos perforados.

Esta subfamilia comprende 19 géneros en el mundo (Terayama 1999), de los cuales 5 se encuentran en el Neotrópico (Terayama 2003b) conteniendo muchas especies.

Clave para los géneros neotropicales de *Pristocerinae*

Modificada de Evans 1964

- 1 Completamente ápteros; ocelos ausentes (hembras) (todos los géneros) 2
 - Bien alados; ocelos presentes (machos) (todos los géneros) 6

- 2(1) Propodeo frecuentemente constreñido al final de su extremo anterior (Figura 37.8), donde forma un par de pequeños procesos, los cuales abrazan la punta del mesonoto alargado; cada ojo consiste en una sola faceta, o con ojos ausentes (Figura 37.9) *Pseudisobrachium*
 - Propodeo no reducido anteriormente a un par de pequeños procesos; ampliamente en contacto con el mesonoto, si esta de algún modo constreñido en o cerca de los espiráculos. Cada ojo consiste en más de una faceta (algunas excepciones) 3

- 3(2) Mesopleura observada en vista dorsal, muy pequeña (Figura 37.10a). Tórax apenas más ancho a través del mesotórax que a través del protórax. Propodeo más o menos con lados paralelos, a lo más débilmente constreñido (Figura 37.10b). Palpos muy cortos, palpos maxilares con máximo 2 segmentos. Abdomen peciolado *Dissomphalus*
 - Mesopleura observada en vista dorsal, bastante grande (Figura 37.11a). Tórax claramente más ancho a través del mesotórax que en cualquier otra parte. Propodeo con una más o menos evidente constricción en o cerca a los espiráculos (raramente casi con lados paralelos). Palpos maxilares grandes, con al menos 3 segmentos. Abdomen sésil o peciolado 4

- 4(3) Constricción propodeal fuerte. Máximo ancho del propodeo, al menos dos veces el ancho en la constricción (Figura 37.11b). Palpos maxilares con 6 segmentos *Acrepyris*
 - Constricción propodeal de débil a moderada, máximo ancho del propodeo raramente arriba de 1.9 veces el ancho en la constricción. Palpos maxilares con 3 o 4 segmentos 5

- 5(4) Tibia media espinosa (en la parte basal de la tibia) (Figura 37.12B). Tórax visto desde encima, sin una fuerte constricción entre el protórax y el mesotórax (Figura 37.12A). La constricción propodeal débil a moderada. Palpos maxilares con 4 segmentos *Apenesia*
 - Tibia media lisa en la parte basal. Tórax visto desde encima, con una constricción claramente evidente entre el protórax y el mesotórax (Figura 37.13a). La constricción propodeal débil. Palpos maxilares con 3 segmentos. Cuerpo fuertemente aplanado. Antena relativamente larga, filiforme *Parascleroderma*



Figura 37.8



Figura 37.9

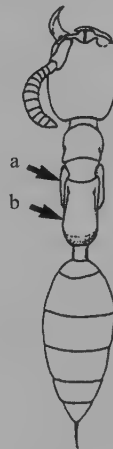


Figura 37.10

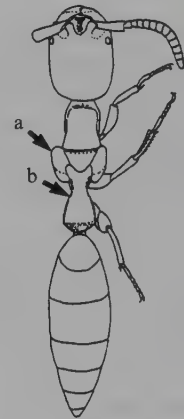


Figura 37.11

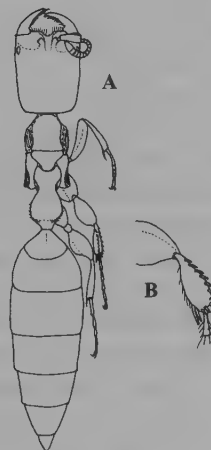


Figura 37.12



Figura 37.13

6(1) Segundo tergito abdominal con uno o dos pares de manchas, pálidas o claras, depresiones, hoyos u otras modificaciones (Figura 37.14). Clípeo largo, bien desarrollado en frente a los receptáculos antenales (Figura 37.15); medialmente con desde 1 a 3 dientes. Palpos maxilares con 5 segmentos *Dissomphalus*

- Segundo tergito abdominal simple, sin modificaciones. Clípeo con un lóbulo medio variadamente desarrollado, en cada lado del cual (directamente en frente de los receptáculos antenales) este es muy corto (excepto en unas pocas especies). Palpos maxilares con 6 segmentos (raramente sólo 5) 7

7(6) Clípeo con una fuerte saliente, lóbulo mediano un tanto trapezoidal, el cual esta usualmente truncado, ocasionalmente bidentado o con un diente mediano (medio) (lóbulo mediano angulado en 2 especies conocidas) (Figura 37.16). Ojos más bien densa y uniformemente cubiertos con pelos cortos (raramente glabros). Placa sub-genital con 3 tallos basales cortos. Genitalia con los parámetros profundamente divididos en dos lóbulos (Figura 37.17)

..... *Pseudisobrachium*
- Lóbulo medio del clípeo trunco, angulado o redondeado; nunca trapezoidal. Ojos glabros o con una banda de pelos muy cortos o muy largos (en muy pocas especies de *Apenesia*, con pelos cortos uniformemente esparcidos). Placa subgenital con un tallo basal medial largo (Figura 37.18). Genitalia con parámetros no divididos profundamente (Figura 37.19) 8

8(7) Propodeo con triángulo basal, marcado por una depresión poco profunda y/o una carena. Disco detrás del triángulo, con prominente escultura. Lóbulo medio del clípeo corto, trunco o marginado. Ala anterior con costa escasamente desarrollada más allá del estigma; al menos no más larga que el estigma (Figura 37.20). Uñas con una expansión basal, como dos rayos externos, apareciendo hasta cierto punto tridentadas o trifidas. Cúspides de la genitalia en forma de varillas simples curvadas (Figura 37.19)

..... *Acrepyris*

- Propodeo con triángulo basal no evidente como arriba, con frecuencia pobremente definido. Remanente del disco débilmente o no esculturado. Lóbulo medio del clípeo saliente angular o redondeadamente saliente. Ala anterior con la costa extendida como una clara vena hasta más allá del estigma (excepto en unas pocas especies, que presentan el clípeo angularmente prolongado medialmente) (Figura 37.21). Uñas dentadas, usualmente sin un diente bien formado, como arriba. Genitalia con cúspides divididas en brazos dorsal y ventral, el último fuertemente setoso (unas pocas excepciones), parámetros no divididos (Figura 37.22) *Apenesia*



Figura 37.14



Figura 37.15

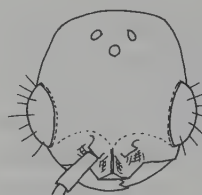


Figura 37.16



Figura 37.17



Figura 37.18



Figura 37.19

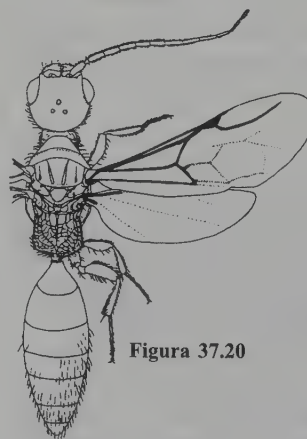


Figura 37.20

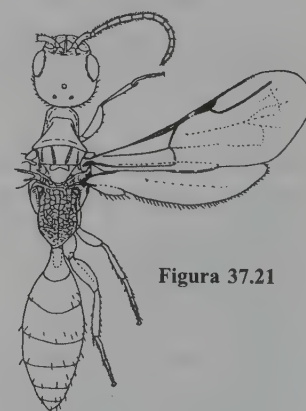


Figura 37.21



Figura 37.22

Subfamilia Epyrinae

Es la subfamilia más grande y morfológicamente el grupo más diverso dentro de la familia; contiene 42 géneros vivientes —agrupados en 3 tribus— y cerca de 700 especies en el mundo (Evans 1964; Gordh y Móczár 1990; Terayama 1999). Estas avispas son parasitoides de larvas de coleóptero. El promedio de la talla corporal presenta una tendencia a la reducción, que va desde Epyrini, pasando por Sclerodermini, hasta Cephalonomiini.

El análisis morfológico indica que Epyrini es el grupo menos especializado, y que Cephalonomiini es el más especializado (Terayama 1995). Los caracteres que los distin-

guen son: ojos grandes, al menos 0.3 veces el ancho de la cabeza, frente sin carena longitudinal mediana extendida desde el clípeo, pronoto más largo que el mesonoto —especialmente distinguible en hembras—, metanoto reducido, escudelo en contacto medialmente, o casi tocando con el propodeo, esquinas posterolaterales del propodeo anguladas o foveoladas, pero nunca formando espinas distinguibles, vena basal simple, sin dar nacimiento a un segmento de vena, uñas tarsales débil a moderadamente curvas (Terayama 1998). Estas avispas son parasíticas sobre larvas de coleóptero (Terayama 1999).

Clave para tribus de Epyrinae

Traducida de Evans 1964

- | | |
|---|---|
| <p>1 Antenas con 12 segmentos; palpos maxilares con 3-5 segmentos, palpos labiales con 1-2 segmentos; formas aladas con un prostigma, la celda submediana (y frecuentemente la mediana) ausentes o cerradas por una vena muy débil abajo y en el costado externo; ala anterior dentada en la margen anterior opuesta al prostigma; talla máxima cerca de los 2.5 mm Cephalonomiini</p> <p>- Antenas con 13 segmentos (pero en los machos de <i>Anisepyrus</i> y <i>Artiepyris</i>, los cuales son bien alados, el tercer segmento puede ser tan pequeño que no se puede ubicar); palpos maxilares con 5-6 segmentos, palpos labiales con 2-3 segmentos; formas aladas sin un prostigma, la celda mediana (y frecuentemente la submediana) bien formada</p> | <p>y cerrada 2</p> <p>2(1) Clípeo corto, lóbulo mediano; cuando es diferente, se presenta ancho y truncado algo marginado; formas ápteras y subápteras comunes; formas aladas con vena radial presente o (con mayor frecuencia) ausente; ojos situados bien hacia delante en la cabeza, en la hembra algo proyectados sobre la superficie de la cabeza y localizados bien hacia la parte anterior, sienes muy grandes Sclerodermini</p> <p>- Clípeo con lóbulo mediano proyectado angular o casi redondeado; formas ápteras y braquípteras no comunes; formas aladas con vena radial fuerte (aunque corta en <i>Laelius</i>) Epyrini</p> |
|---|---|

Tribu Epyrini

Son betílidos de talla pequeña a mediana, longitud de 1.5-10 mm. Palpos maxilares con seis segmentos, palpos labiales con tres segmentos; antenas con 13 segmentos, pero en los machos de ciertos grupos el tercer segmento está reducido a sólo un anillo en la base del cuarto, el cual se evidencia solamente con estudio a gran aumento; clípeo con un lóbulo mediano que se proyecta fuertemente, es angulado, subangulado o redondeado apicalmente; carena occipital presente, algunas veces débil dorsalmente.

Pronoto frecuentemente más largo que el mesoescudo, algunas veces mucho más largo; mesoescudo con notaulos usualmente bien desarrollados, reducidos o ausentes en *Holepyris* y *Laelius*; propodeo con una carena transversa delineando posteriormente el disco, casi siempre con una carena mediana completa que frecuentemente se continúa

posteriormente sobre un declive; disco frecuentemente con otras carenas longitudinales, ángulos posterolaterales frecuentemente foveolados; uñas variables.

Alas usualmente bien desarrolladas, cortas o ausentes en unas pocas hembras, pero estas hembras muestran poca o ninguna reducción en el tórax o los ocelos; alas no especialmente adelgazadas basalmente, margen anterior del ala anterior casi recta, lóbulo anal del ala posterior bien desarrollado; ala anterior con tres celdas basales cerradas, incluyendo la celda costal estrecha; prostigma ausente, vena radial presente (corta en *Laelius*). Genitalia del macho con los parámetros moderadamente largos, fuertemente hirsutos; cúspides delgadas, frecuentemente divididas en brazos ventral y dorsal; edeago de estructura simple, delgado o escasamente ancho (Evans 1964).

Clave para los géneros de la tribu Epyrini

Modificada de Evans 1964

- 1 Escudelo con surco transverso no dividido basalmente, recto, algunas veces ensanchado en cada lado en forma de fosos, siempre conectados por un surco que es uniformemente profundo (Figura 37.23) 2
- Escudelo con un par de fosos basales que por lo general están completamente separados, pero ocasionalmente están conectados por una muy tenue y superficial línea u ocasionalmente están contiguos y separados solamente por un septo sutil delgado (entonces semeja un surco transverso dividido) 5



Figura 37.23

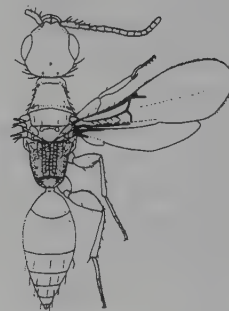


Figura 37.24

- 2(1) Vena radial muy corta, como máximo ligeramente más larga que la vena basal (Figura 37.24); siempre bien alados; cuerpo y mayoría de las venas de las alas con setas negras largas (o al menos las venas más importantes) *Laelius*
- Vena radial larga, mucho más larga que la vena basal (excepto en las pocas formas subápteras) (Figura 37.25); cuerpo y venas alares con setas más pequeñas en proporción con la talla del cuerpo 3

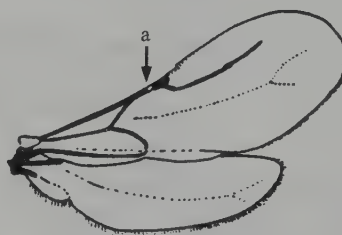


Figura 37.25

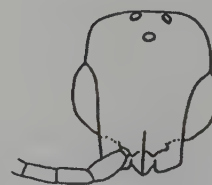


Figura 37.26

- 3(2) Clípeo con 3 prominentes lóbulos, los lóbulos laterales redondeados, excedidos en la mayoría de las especies por el más estrecho lóbulo medio (Figura 37.26); notaulo débil e incompleto, algunas veces apenas discernible; vena basal alcanzando la subcosta bien basal con respecto a la base del estigma (Figura 37.25a) *Holepyris*

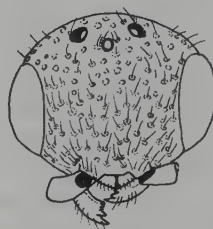


Figura 37.27



Figura 37.28

- Clípeo con solamente el lóbulo medio bien desarrollado, lóbulos laterales ausentes o mucho más pequeños que el lóbulo medio (Figura 37.27); notaulo bien desarrollado en muchas especies, usualmente completo o casi completo (Figura 37.28); vena basal alcanzando la subcosta, próxima a la base del estigma (Figura 37.29) 4

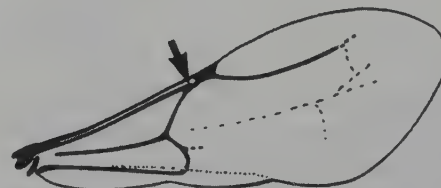


Figura 37.29



Figura 37.31

- 4(3) Disco pronotal con terminado redondo anteriormente y lateralmente (Figura 37.30), sus lados no afilados (no agudos) o carenados; machos con tercer segmento antenal distinguible o claramente sobresaliente, puesto de relieve, contrastando en relación con el cuarto segmento, por lo general ligeramente más pequeño que el segundo segmento (Figura 37.31) *Rhabdepyris*

- Disco pronotal con una carena transversa en frente, los lados agudos (afilados) y frecuentemente también carenados (Figura 37.32); machos con el 3er segmento antenal muy corto, a lo más 0.8 veces tan largo como el segundo y usualmente mucho más corto que éste, frecuentemente tan cercanamente consolidado con el cuarto segmento, que evade la correcta ubicación; Ojos fuertemente peludos o glabros (en especímenes con antena pectinada), surco



Figura 37.30



Figura 37.32

en la base del escudelo uniformemente amplio, frecuentemente ampliada en fosos en cada lado; antena simple
..... *Anisepyrus*

- 5(2)** Pronoto con su parte posterior elevada y prolongada arqueadamente hacia atrás hasta descansar en la base del mesoscuto (Figura 37.33); mesopleura con una fovea extremadamente profunda debajo de la tégula (conocido de macho solamente) *Aspidepyris*
- Pronoto con su margen posterior simple, no prolongada hacia atrás tanto que descanse en la base del mesoscuto; mesopleura no aproximadamente tan profundamente foveolada **6**

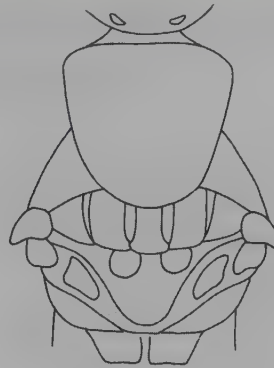


Figura 37.33

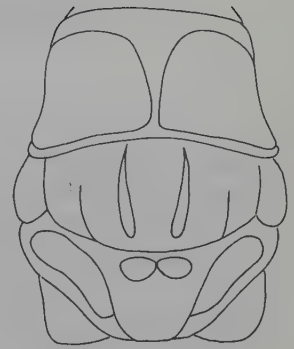


Figura 37.34

- 6(5)** Disco pronotal transversalmente carenado en frente, algunas veces también con carenas longitudinales marginando los lados y/o con una carena media (Figura 37.34); fosos escudelares grandes, en las más de las especies separados sólo por un septo tenue; uñas dentadas ... *Bakeriella*
- Pronoto simple, sin carena de algún tipo; fosos escudelares variables, raramente como arriba, uñas variables **9**

- 7(6)** Antena con 13 segmentos distinguibles; genitalia del macho con los parámetros relativamente anchos, el *digitus* no tan alargado como abajo (Figura 37.35) *Epyris* (*Epyris*)
- Antena con sólo 12 segmentos distinguibles, tercer segmento siendo reducido a un anillo pequeño apenas discernible hacia la base del cuarto segmento, menos de la mitad del largo del segundo segmento; genitalia del macho con los parámetros y el *digitus* extremadamente largos y delgados (conocida del macho solamente) (Figura 37.36)
..... *Epyris* (*Artiepyris*)



Figura 37.35



Figura 37.36

Tribu Cephalonomini

Avispas diminutas; raramente exceden los 2.5 mm de longitud. Palpos maxilares con tres a cinco segmentos; antenas simples, con doce segmentos; clipeo con lóbulo medio corto, romo y redondeado o trunco, algunas veces no distinguible; carena occipital ausente.

Mesoescudo sin notaulos; propodeo con o sin una carena transversa marginando el disco posteriormente, con o sin una carena mediana, nunca con carena discal además de la carena mediana, ángulos posterolaterales nunca foveolados; uñas simples o dentadas.

Alas presentes, reducidas, o ausentes, tégulas usualmente preservadas al menos como diminutos alerones en formas sin alas (ambos sexos pueden ser ápteros); formas aladas con alas delgadas basalmente, ala posterior con lóbulo

anal muy pequeño, ápice del ala anterior y ápice y margen del ala posterior orlada con sedas bastante largas y delicadas; ala anterior con subcosta fuerte, conduciendo a un prostigma algo redondeado que está seguido por un pequeño estigma verdadero, este último dando nacimiento a una vena radial en algunos géneros, pero la vena radial completamente ausente en *Cephalonomia*; venas mediana y anal presentes, muy débilmente indicadas, o ausentes; cuando presente, curvada sobre la unión con el prostigma.

Abdomen relativamente corto y robusto, ligeramente deprimido; genitalia del macho con los parámetros cortos y anchos, cúspides no divididas, bastante anchos y en forma de plato, portando numerosas sedas, edeago grande, bilobulado apicalmente (Evans 1964).

Clave para los géneros de la tribu Cephalonomiini

Modificada de Evans 1964

- 1 Vena radial completamente ausente (Figura 37.37a); alas frecuentemente ausentes o muy reducidas ... *Cephalonomia*
 - Vena radial presente al menos en parte (Figuras 37.38a; 37.39a); alas siempre bien desarrolladas 2
- 2(1) Frente simple, no prolongada como abajo (Figura 37.40a); palpos maxilares con 4 segmentos, labiales con

- 2 segmentos; disco propodeal marginado atrás *Plastanoxus*
 - Frente fuertemente prolongada abajo en un proceso bífido, el cual yace sobre los receptáculos antenales (Figura 37.41a); palpos maxilares con 3 segmentos, labiales con 12 segmentos; disco propodeal no marginado atrás *Prorops*

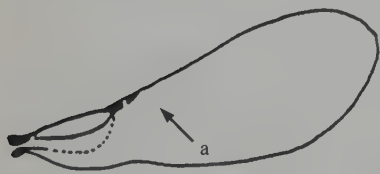


Figura 37.37

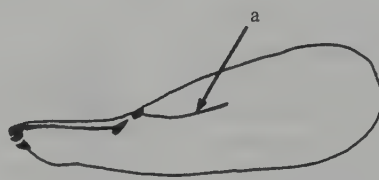


Figura 37.38

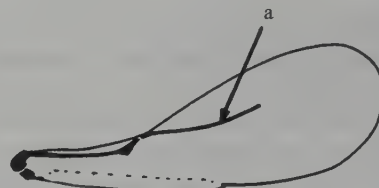


Figura 37.39

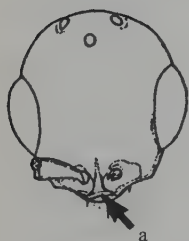


Figura 37.40

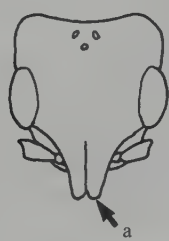


Figura 37.41

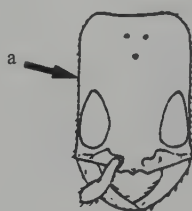


Figura 37.42

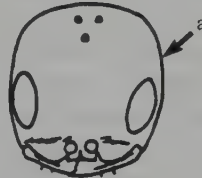


Figura 37.43



Figura 37.44

Tribu Sclerodermini

Avispas pequeñas, raramente excediendo los 5 mm, de textura delgada, alas bien desarrolladas o (poco común) pequeñas o ausentes.

Palpos maxilares con cinco o seis segmentos, palpos labiales con dos o tres segmentos; mandíbulas relativamente rectas, delgadas o robustas, con desde dos hasta siete dientes apicales; antenas simples, con trece segmentos; cíleo con un lóbulo medio corto y ancho que está truncado o marginado apicalmente; ojos de la hembra bastante pequeños, no fuertemente convexos, situados bien hacia adelante hacia la superficie frontal de la cabeza; carena occipital ausente (excepto en *Glenosema* que la presenta).

Pronoto alargado; mesoescudo con notaulos ausentes o vagamente indicados; propodeo con o sin una carena transversa marginando el disco posteriormente; tibias con o sin

espinas cortas densas; uñas simples o dentadas.

Alas, cuando están bien desarrolladas, algo variables; en *Nesepyrus* las alas recuerdan a los Epyrini, presentando tres celdas basales cerradas y una vena radial; en *Chilepyris* la vena radial no está presente (excepto por una muy débil línea); y en *Sclerodermus* el estigma es pequeño y la costa (algunas veces también la vena anal) ausente; no hay prostigma, aunque en *Nesepyrus* la subcosta está algo engrosada más allá de la unión de la vena basal.

Abdomen relativamente alargado. Los machos se conocen solamente en el género *Sclerodermus*; en este género la genitalia es de forma inusual, estando los parámetros completamente divididos en lóbulos dorsal y ventral; los *digitus* son anchos y sedosos; el anillo basal es pequeño (Evans 1964).

Clave para los géneros de la tribu Sclerodermini

Modificada de Terayama 1995

- 1 Occipucio alargado, bordes laterales de la cabeza en vista frontal paralelos a subparalelos (Figura 37.42a) 2
- Occipucio corto, bordes laterales de la cabeza en vista frontal, convexos (Figura 37.43a) 3
- 2 Mandíbulas largas y delgadas (Figura 37.44a), notaulo presente (Figura 37.45a), cuerpo no deprimido dorsoventralmente; ala anterior con vena mediana larga, celdas mediana y submediana separadas por una vena mediana, celda costal presente, celda submediana larga (Figura 37.45b) *Allobethylus*
- Mandíbulas cortas y anchas (Figura 37.46), notaulo ausente, cuerpo extremadamente deprimido dorsoventralmente; ala anterior con vena mediana corta, celdas mediana y submediana no separadas por una vena mediana, celda costal ausente (Figura 37.47a), celda submediana corta (Figura 37.47b), vena radial corta (Figura 37.47c) ... *Thlastepyris*
- 3 Surcos parapsidales ausentes (Figura 37.48a), carena lateral del propodeo ausente, carena transversa del propodeo ausente, carena media del propodeo ausente (Figura 37.48b) 4
- Surcos parapsidales presentes (Figura 37.49a), carena lateral del propodeo presente, carena transversa del propodeo presente, carena media del propodeo presente (Figura 37.49b) 5
- 4 Esternitos gastrales 4-6 bimarginados (Figura 37.50), ocelos ausentes, tégulas pequeñas, surco transverso basal del escudelo ausente, escudelo separado del mesoscuto por una línea transversa (Figura 37.51); especies ápteras *Lepidosternopsis*
- Esternitos gastrales 4-6 simples, ocelos presentes, tégulas grandes, surco transverso basal del escudelo presente, escudelo no separado del mesoscuto por una línea transversa (Figura 37.48) *Sclerodermus*
- 5 Notaulo ausente (Figura 37.49a), cuerpo extremadamente deprimido dorsoventralmente, ojos situados casi en la mitad 6
- Notaulo presente, ojos situados en la porción anterior; especies completamente aladas *Lepidosternopsis*
- 6 Talla de la cabeza mucho más ancha que el máximo ancho del pronoto, escudelo corto (Figura 37.49c), celda submediana grande (Figura 37.52) *Chilepyris*
- Talla de la cabeza pequeña, escudelo largo (Figura 37.53), celda submediana extremadamente corta (Figura 37.54a), menos de la mitad de la longitud de la celda mediana, celda y vena costales presentes (Figura 37.54b), vena radial larga (Figura 37.54c) *Alongatepyris*

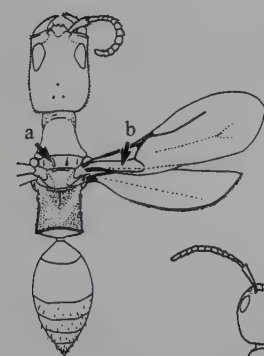


Figura 37.45



Figura 37.50

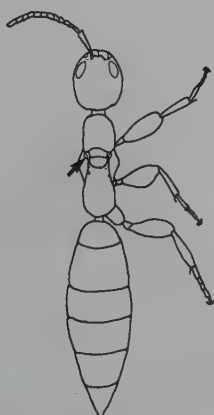


Figura 37.51



Figura 37.46

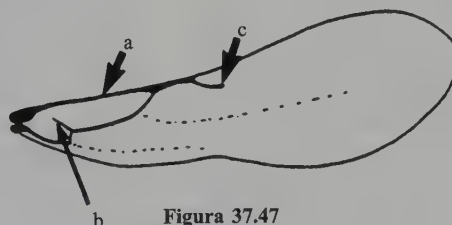


Figura 37.47



Figura 37.52

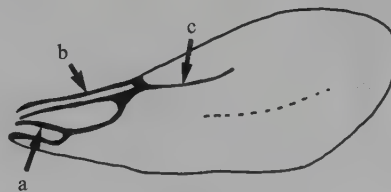


Figura 37.54

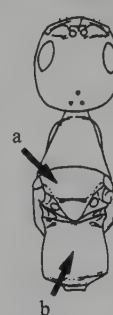


Figura 37.48

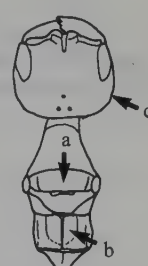


Figura 37.49

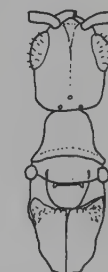


Figura 37.53

Subfamilia Bethylinae

Según Terayama (1999), muchas especies no exceden los 5 mm de longitud, y relativamente compactas en su morfología. Esta subfamilia se separa fácilmente de las otras, por la presencia de una vena Rs+M, que nace de la vena basal.

Las avispas betilinas son parasitoides de larvas de Lepidoptera. La subfamilia está representada por 400 especies en 7 géneros, de los cuales 3 están en el Neotrópico (*Lytopsenella*, *Goniozus* y *Prosierola*).

Clave para los géneros de la subfamilia Bethylinae

Modificada de Polasek y Krombein 1994

1 Celda marginal cerrada ausente (Figura 37.55)2
- Celda marginal cerrada presente, alargada y extendida en dirección al ápice del ala (Figura 37.56)
..... *Lytopsenella*

2(1) Propodeo sin una carena lateral bien desarrollada, escudelo sin foveas grandes, con pequeños surcos, pecíolo-

lo ventralmente con una quilla bifurcada (Figura 37.57a), disco propodeal sin fositos *Goniozus*

- Propodeo con carena lateral bien desarrollada, escudelo con foveas grandes (Figura 37.58a), disco propodeal con un par de fositos en el extremo basalmedial (Figura 37.58b), pecíolo ventralmente con una quilla completa (Figura 37.59a) *Prosierola*

Agradecimientos

Es oportuno extender nuestro agradecimiento a Edgar Enrique Palacio por la ilustración del habitus correspondiente a la Figura

37.1 y a Germán Fernández por sus valiosos aportes durante la edición del capítulo.

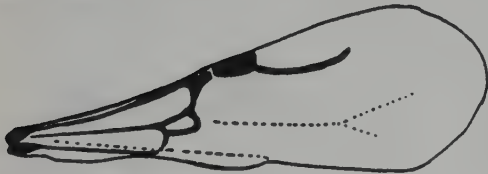


Figura 37.55

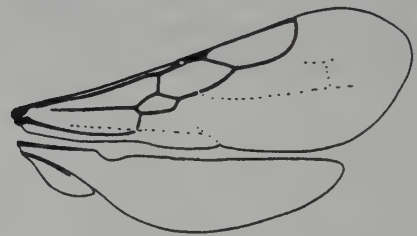


Figura 37.56

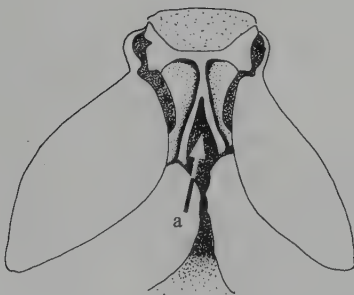


Figura 37.57

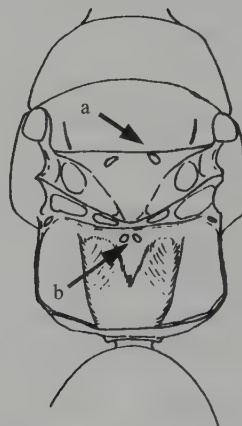


Figura 37.58

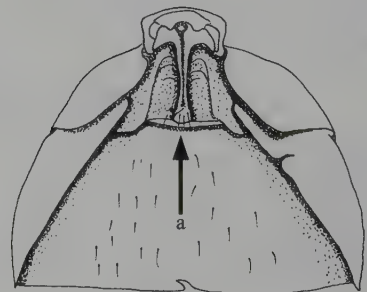


Figura 37.59

Literatura citada

- Azevedo, C. O. 1991. Comentário dos gêneros de Bethyridae (Hymenoptera: Aculeata) da região de São Carlos, SP. Brasil. *Anais do Seminário Regional de Ecologia* 6:483-496.
- Azevedo, C. O. 1999a. Revision of the Neotropical *Dissomphalus* Ashmead, 1893 (Hymenoptera: Bethyridae) with median tergal processes. *Arquivos de Zoologia* 35(4):301-394.
- Azevedo, C. O. 1999b. On the Neotropical *Rhabdopyris* Kieffer (Hymenoptera: Bethyridae) of the subgenus *Chlorepyris*. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(3):887-889.
- Azevedo, C. O. 1999c. Additions to the Neotropical Epyrinae (Hymenoptera: Bethyridae), with description of a new species of *Lepidosternopsis* from Brazil. *Iheringia, Série Zoologia, Portoalegre* 87:11-18.
- Azevedo, C. O. 1999d. Bethyridae, pp. 169-181, en: Brandão, C. R. F. y E. M. Cancelo (eds.). *Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: Síntese do conhecimento ao final do século XX. Invertebrados Terrestres*. Vol. 5. FAPESP, São Paulo.
- Azevedo, C. O. 2003. Synopsis of the Neotropical *Dissomphalus* (Hymenoptera: Bethyridae). *Zootaxa* 338:1-74.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Clausen, C. P. 1962. *Entomophagous insects*. Hafner Publishing Company, New York.
- De Melo, G. A. R. y H. E. Evans. 1993. Two new *Microstigmus* species (Hymenoptera, Sphecidae), with the description of their parasite, *Goniozus microstigma* sp. n. (Hymenoptera, Bethyridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 95(2):258-263.
- Eady, R. D. 1968. Some illustrations of microsculpture in the Hymenoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 43(4-6):66-72.
- Evans, H. E. 1954. The North American species of *Dissomphalus* (Hymenoptera: Bethyridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 56(6):288-309.
- Evans, H. E. 1962. Further studies on the genus *Dissomphalus* in the United States, Mexico, and the Greater Antilles (Hymenoptera: Bethyridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 64(2):65-78.
- Evans, H. E. 1964. A synopsis of the American Bethyridae (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 132(1):1-222.
- Evans, H. E. 1966. Further studies on Neotropical Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyridae). *Acta Hymenopterologica* 2(3):99-117.
- Evans, H. E. 1969. The genera *Apenesia* and *Dissomphalus* in Argentina and Chile (Hymenoptera, Bethyridae). *Breviora* 311:1-23.
- Evans, H. E. 1979. The genus *Dissomphalus* in Northwestern South America (Hymenoptera, Bethyridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 81(2):276-284.
- Fernández, F. 1995. La diversidad de los Hymenoptera en Colombia, pp. 373-442, en: Rangel, J. O. (ed.). *Colombia diversidad biótica I*. Universidad Nacional de Colombia e Inderena, Bogotá D. C.
- Finnamore, A. T. y D. J. Brothers. 1993. Family Bethyridae, pp. 133-136, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Finnamore, A. T. e I. D. Gauld. 1995. Bethyridae, pp. 470-479, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Gordh, G. 1976. *Goniozus gallicola* Fouts, a parasite of moth larvae, with notes on other bethylids (Hymenoptera: Bethyridae; Lepidoptera: Gelechiidae). *U. S. Department of Agriculture Technical Bulletin* 1524:1-27.
- Gordh, G. 1990. *Apenesia evansi* sp. n. (Hymenoptera, Bethyridae) from Australia with comments on phoretic copulation in Bethyrids. *Journal of the Australian Entomological Society* 29:167-170.
- Gordh, G. y L. Móczár. 1990. A catalog of the world Bethyridae (Hymenoptera, Aculeata). *Memoirs of the American Entomological Institute* 46:1-364.
- Kearns, C. W. 1934. A hymenopterous parasite (*Cephalonomia Gallicola* Ashm.), new to the cigarette beetle (*Lasioderma serricorne* Fab.). *Journal of Economic Entomology* 27:801-806.
- Legner, E. F., G. Gordh, A. Silveira-Guido & M. E. Badgley. 1982. New wasp may help control navel orangeworm. *California Agriculture* 38(5-6):1, 3-5.
- Polaszek, A. y K. B. Krombein. 1994. The genera of Bethylinae (Hymenoptera: Bethyridae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:91-105.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta* 28:3-11.
- Snodgrass, R. E. 1941. The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99(14):1-86.
- Terayama, M. 1995. Phylogeny of the bethylid wasp tribe Sclerodermini (Hymenoptera, Bethyridae). *Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology* 54:65-73.
- Terayama, M. 1996. The phylogeny of the bethylid wasp subfamily Pristocerinae (Hymenoptera, Bethyridae). *Japanese Journal of Entomology* 64(3):587-601.
- Terayama, M. 1998. *A revision of Bethyridae of Japan (Hymenoptera, Chrysidoidea)*. The University of Tokyo, Japan.
- Terayama, M. 1999. Family Bethyridae, pp. 91-131, en: Yamane, Sk., S. Ikudome y M. Terayama (eds.). *Identification guide to the Aculeata of the Nansei Island, Japan*.

Hokkaido University Press, Japan.

Terayama, M. 2003a. Phylogenetic systematics of the family Bethylidae (Insecta:Hymenoptera) Part I. Higher classification. *Academic Reports. Faculty of Engineering, Tokyo Institute of Polytechnics, Tokyo Metropolitan University* 26(1):1-15.

Terayama M. 2003b. Phylogenetic systematics of the family Bethylidae (Insecta: Hymenoptera) Part II. Keys to subfamilies, tribes and genera in the world. *Academic Reports. Faculty of Engineering, Tokyo Institute of*

Polytechnics, Tokyo Metropolitan University 26(1):16-29.

Vargas, J. M. 2001. Dos especies nuevas de *Rhabdepyris* (Hymenoptera, Bethylidae) de Colombia. *Iheringia, Série Zoologia* (90):133-139.

Vargas, J. M. y M. Terayama. 2002. Five new species of the subfamily Pristocerinae from Colombia. *Biogeography. The Journal of the Biogeographical Society of Japan* (4):25-31.

Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Superfamilia Apoidea

V. H. Gonzalez

Diagnosis

Antena con 10 flagelómeros en la hembra y 11 en el macho; pronoto con ápice posterolateral separado de la tégula por un espacio cuticular distintivo, margen postero-dorsal del pronoto ampliamente en forma de U, con un lóbulo fuertemente convexo y frecuentemente circular que cubre el espiráculo, con extremidades lateroventrales contiguas. Metapostnoto

(triángulo propodeal) largo, expuesto y fusionado con el propodeo, expandido posteromedialmente. Venación del ala anterior bien desarrollada, usualmente con 9 o 10 celdas cerradas, ala posterior con una o dos celdas cerradas y generalmente con lóbulo jugal. Primer y segundo esterno metasomal no separados por una constricción fuerte. Ovipositor oculto en reposo y modificado en un aguijón. Sedas ramificadas presentes. Dimorfismo sexual ligero a moderado; ambos sexos macrópteros.

Filogenia

Apoidea es una de las tres superfamilias que comprende los himenópteros Aculeata o himenópteros con aguijón. Chrysidoidea es el grupo más basal de Aculeata. Vespoidea es el grupo hermano de Apoidea. Apoidea actualmente incluye a las avispas «esfecomorfas» (= esfeciformes) [tres familias actuales: Heterogynaidae, Sphecidae, Crabronidae, y una extinta: † Angarosphecidae (Engel 2001)] y a las abejas [melissomorfa (= apiformes)]; en el pasado, ambos grupos fueron tratados comúnmente en dos superfamilias o familias diferentes. A pesar de la diversidad en formas e historias de vida tan diferentes, Apoidea es un grupo monofilético, como lo han demostrado varios estudios cladísticos (por ejemplo Brothers y Carpenter 1993; Melo 1999). Los siguientes caracteres apoyan la monofilia de Apoidea: pronoto con el ángulo posterolateral reducido arriba del lóbulo espiracular; ángulo ventral del pronoto considerablemente proyectado medialmente; pronoto con un par de bordes laterales oblicuos; prepecto fusionado al mesepisterno; músculo interfurcal ausente; metapostnoto expandido posteromedialmente, formando el triángulo propodeal; y finalmente, la construcción de un nido antes de capturar la presa. En el análisis cladístico de Melo (1999), Heterogynaidae y Ampulicidae

(Ampulicinae en este libro) constituyen los clados más basales de Apoidea, seguido por Sphecidae, el cual se encuentra en la base del clado formado por Crabronidae y las abejas. Sin embargo, la posición de Heterogynaidae permanece sin resolver, pues este grupo resultó como el grupo el hermano de Ampulicidae o como el grupo hermano del resto de Apoidea, excluyendo Ampulicidae (Figura 38.1)

Las abejas son un grupo monofilético, derivado de las avispas esfécidas, las cuales tuvieron origen probablemente hace unos 125 millones de años, a comienzos del Cretáceo Medio y después del origen de las angiospermas o plantas con flores. De hecho, los registros fósiles muestran claramente que las abejas se diversificaron rápida y paralelamente con las plantas durante el período de radiación de las angiospermas, de tal forma que para el Cretáceo tardío todas las familias de abejas estaban presentes (Engel 2001). Actualmente se reconocen ocho familias de abejas [una de ellas extinta: † Paleomelittidae], las cuales tradicionalmente han sido reunidas en dos grandes grupos informales: abejas de lengua corta (Stenotritidae, Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae) y abejas de lengua larga (Megachilidae y Apidae). Estos términos algunas veces son ambiguos pues existen «abejas de lengua corta» con lenguas largas y viceversa (Roig-Alsina y Michener 1993). Algunas veces todas estas familias son incluidas como subfamilias de una sola

familia Apidae (por ejemplo Griswold *et al.* 1995). Las relaciones filogenéticas de las familias de abejas todavía son inciertas. Por ejemplo, aún no existe un consenso general sobre cuál es el grupo más basal. Por mucho tiempo se ha pensado que el mejor candidato es Colletidae, debido a su distribución geográfica y glosa corta como en esfecomorfa; sin embargo, en los análisis cladísticos realizados por Alexander y Michener (1995) todas las familias de lengua corta, excepto Andrenidae, aparecieron en la base del cladograma. Algunos caracteres de la glosa de Colletidae tradicionalmente son considerados plesiomórficos respecto a los esfecomorfos (por tanto apoyando la posición basal de Colletidae), pero también existen argumentos igualmente válidos, apoyados en evidencia, sobre su posible apomorfia. Hasta el momento, la propuesta mas aceptada por Michener (2000a) sobre la filogenia de las abejas es la que se muestra en la Figura 38.2. En esta hipótesis, el clado formado por Melittidae y las abejas de lengua larga (Apidae y Megachilidae), constituyen un grupo monofilético [véase, sin embargo, Engel (2001)]. Evidencia fósil, así como la historia biogeográfica de estos grupos, apoyan su antigüedad y sugiere que las familias de lengua corta Colletidae, Andrenidae y Halictidae se originaron después de Melittidae y las abejas de lengua larga (Michener 2000a). También, si se sigue tal propuesta, las abejas de lengua corta no constituyen un grupo monofilético. La única familia extinta de abejas que se conoce hasta el momento, † Paleomelittidae, consta de un solo género monotípico (*Paleomelitta nigripennis* Engel) y pertenece al grupo de las abejas de lengua corta, aunque presenta caracteres morfológicos similares a Melittidae y las abejas de lengua larga (Engel 2001).

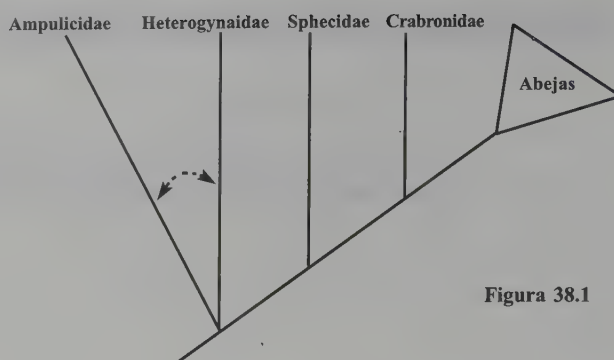


Figura 38.1

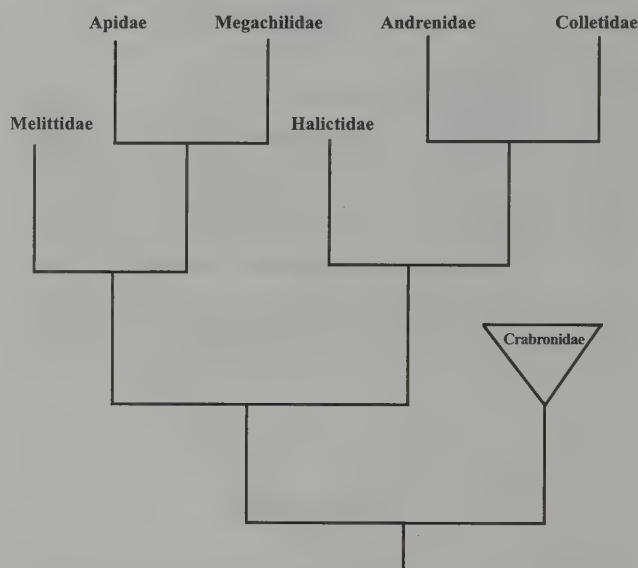


Figura 38.2

Diversidad y distribución

La familia Heterogynaidae es un pequeño y raro grupo de avispa distribuidas en África, Madagascar y la región mediterránea. Tan solo se conocen siete especies en el único género *Heterogyna* y nada se conoce sobre su biología (Day 1984; Melo 1999). Sphecidae (incluyendo Ampulicinae) es una familia cosmopolita, con cerca de 180 especies en el Neotrópico (Menke y Fernández 1996). Crabronidae es una familia monofilética con más de 8.500 especies; unas 1.600 especies se encuentran en el Neotrópico (Amarante 2002).

Las abejas están presentes en todas las regiones biogeográficas del mundo, excepto en los árticos extremos. Las abejas constituyen el grupo más grande de Apoidea con más 20.000 especies conocidas. Hay alrededor de 350 géneros y por lo menos 5.000 especies en la Región Neotropical. A diferencia de otros grupos de organismos, incluidas las plantas, la mayor abundancia y diversidad de abejas en el

mundo aparentemente no se encuentra en los trópicos, sino en las regiones xéricas de las áreas templadas (Michener 1979). Existen varias hipótesis para explicar tal patrón de diversidad, que van desde interesantes propuestas ecológicas hasta la más simple de todas: ¡los trópicos todavía están por explorar! Una de las hipótesis es la competencia desproporcionada por recursos por parte de las abejas sociales sin aguijón (Apidae: Meliponini), las cuales están presentes únicamente en las regiones tropicales. Tales abejas son forrajeras altamente generalistas, muy abundantes y tienen sistemas de reclutamiento avanzados que permiten una rápida adquisición de recursos, «desplazando» así a otras abejas (Roubik 1989). Otra explicación, es que los ambientes húmedos pueden afectar la supervivencia de las crías, facilitando el crecimiento de hongos y mohos en las reservas de alimentos, especialmente en las abejas que nidifican en el suelo. Esto también explica por qué los grupos de abejas más exitosos (por ejemplo meliponinos) en los trópicos nidifican en la madera. Cualquiera que sea la razón eco-

lógica, una cosa si es bien clara: muestreos intensivos en áreas tropicales son mas bien escasos y los pocos existentes demuestran una alta diversidad comparable con las áreas templadas. Por ejemplo, un inventario intensivo de abejas en varias hectáreas de un área montañosa al nororiente de Colombia, empleando varios métodos de captura, en diversos estados de sucesión vegetal (pongamos por caso bosque o rastrojo) y durante seis meses, produjo más de un 80 % del total de especies registradas para Colombia (Smith-Pardo 1999). Esto no sólo demuestra que la diversidad en el Neotrópico puede ser mayor, sino también que necesitamos incrementar los esfuerzos de muestreo para tener una mejor idea de la diversidad y que los métodos de colecta usados hasta el momento, quizás no sean los mejores. Por ejemplo, Smith-Pardo (1999) usó trampas con pescado muerto, generalmente nunca usadas en muestreos de abejas. Sorprendentemente, varias especies raras fueron colectadas únicamente por este método durante todo el período de muestreo, probablemente aquellas que sólo habitan en el dosel del bosque. Así mismo, el uso de redes entomológicas no es siempre el mejor método en áreas altoandinas como bosques de niebla o páramos, arriba de los 2.500 m de altura, donde las condiciones del clima no son las mejores para el forrajeo de las abejas debido a las bajas temperaturas y sus cambios repentinos durante el día. Tales condiciones restringen los tiempos de forrajeo a períodos cortos, cuando las condiciones son favorables. Varias especies de abejas (como *Chilicola*, *Neocorynura*) nunca o raramente han sido colectadas usando redes o incluso trampas Malaise, pero fácil y abundantemente colectadas en sus nidos en el suelo o en ramas secas de las plantas (Michener 2000b; Gonzalez y Michener 2004). También, es necesario empezar a buscar abejas en sitios de nidificación poco usuales para el colector común, que trata de buscar en los mismos hábitat o de emplear los mismos métodos usados en las áreas templadas. Es precisamente el caso de Zillikens *et al.* (2001), quienes encontraron abejas halictidas nidificando en bromelias en las copas de los árboles. Los mismos autores también usaron otras bromelias como nidostrampa para atraer más abejas. El uso de tales métodos puede traer resultados interesantes, incluso en áreas que han sido intensivamente muestreadas por varios años en el Neotrópico, como es el caso de Costa Rica. Recientemente, Thiele (2002) colectó y estudió la biología de *Duckeanthidium thielei* Michener (Megachilidae), un género previamente conocido de Sudamérica, usando nidostrampa en el dosel del bosque.

En resumen, estos ejemplos sugieren que posiblemente existe en el Neotrópico una diversidad de abejas mayor de la que se ha supuesto, y que todavía existen muchas cosas por descubrir. También necesitamos explorar posibles hábitat de nidificación para las abejas, los poco estudiados e imaginados, y usar métodos adecuados para muestrear nuestra fauna.

Las dos únicas familias de abejas que no están presentes en el Neotrópico son Stenotritidae y Melittidae, ambas poco comunes y pequeñas en numero de especies. Stenotritidae es una familia muy relacionada con Colletidae (de hecho podría ser un grupo derivado de Colletinae) y contiene solamente 2 géneros y 20 especies restringidas a Australia. Melittidae es probable parafilética y se encuentra en Madagascar, África y las regiones templadas del Hemisferio Norte. Existen alrededor de 80 especies agrupadas en 14 géneros. La mayor diversidad de esta familia se encuentra al sur de África, donde se encuentran representantes de todas las tres únicas subfamilias que la componen (Michener 2000a). Información para las familias restantes de abejas se encuentra más adelante, en la sección reservada a cada familia.

Biología

Apoidea incluye grupos con historias de vida muy diferentes: por un lado, están los esfécidos, que son avispa cazadoras de arañas y la mayoría de órdenes de insectos como alimento para sus crías, y por el otro, están las abejas que usan néctar, polen y aceites vegetales como alimento para sus crías, excepto por unas pocas especies de meliponinos del género *Trigona* (Apidae). En vez de polen, estas abejas carnívoras se alimentan de cadáveres de vertebrados, huevos de renacuajo e incluso crías vivas en nidos de avispa sociales recién abandonados (Roubik 1982; Mateus y Noll 2004). En comparación con el comportamiento de los aculeados parasitoides, la mayoría de los apoideos tienen características comportamentales derivadas, pues las hembras presentan un alto grado de cuidado hacia las crías. La mayoría de los apoideos son solitarios, pero se encuentran diversos tipos de comportamiento social que va desde comunales hasta altamente eusociales como en las abejas del apicultor del género *Apis* y las abejas sin aguijón (Apidae). Los ejemplos más interesantes en cuanto a la expresión del comportamiento social se encuentran en la familia Halictidae, en donde existen grandes variaciones desde vidas solitarias a eusociales, no solamente entre especies sino también dentro de la misma especie, y dentro y entre poblaciones. Debido a sus hábitos fitófagos, las abejas han desarrollado complejas adaptaciones morfológicas y comportamentales con las plantas (por ejemplo estructuras para colección y transporte de polen), constituyendo uno de los agentes polinizadores más importantes en el mundo. Quizás uno de los casos más interesantes de coevolución entre abejas y plantas en los trópicos del Nuevo Mundo es el de las abejas euglosinas, también conocidas como abejas de las orquídeas. Estas abejas vistosas de colores metálicos han fascinado a los biólogos desde los tiempos de Darwin, no sólo por la longitud de sus lenguas, que algunas veces sobrepasan la

longitud del cuerpo, sino también por el repertorio de comportamientos que exhiben con las orquídeas. A diferencia de las abejas de vida libre, las formas parásitas carecen de escopa o estructuras para cargar el polen. Aparentemente, las sedas plumosas en las abejas surgieron como mecanismo para evitar la desecación en ambientes desérticos, en donde

se originaron las abejas, mas que como una adaptación para la recolección de polen (Michener 2000a; Engel 2001). Roubik (1989) ofrece un buen resumen de la biología y ecología de las abejas tropicales. Detalles de la biología, diversidad y sistemática se pueden encontrar mas adelante, en la sección para cada familia.

Clave para las familias neotropicales de Apoidea

- 1 Cuerpo cubierto con sedas simples (Figuras 38.3C), no ramificadas; primer tarsómero de la pata posterior tan ancho como los demás tarsómeros (Figura 38.4C) 2
- Cuerpo cubierto con sedas ramificadas (Figura 38.3A, B), al menos en las áreas laterales del propodeo; primer tarsómero de la pata posterior más ancho que los demás tarsómeros (Figura 38.4A,B) 4
- 2(1) Metasoma peciolado, el peciolo solamente compuesto por el primer esterno (Figura 38.5C); lóbulo jugal del ala posterior grande (Figura 38.5A) **Sphecidae: Sphecinae**
- Metasoma variable (por ejemplo Figura 38.5D), si es peciolado (Figura 38.5E), el lóbulo jugal es pequeño (Figura 38.5B); de lo contrario, lóbulo jugal de tamaño variable 3
- 3(2) Tibia media siempre con dos espolones apicales (Figura 38.6B); uñas pretarsales con un diente en el margen interno (Figura 38.6A); notaulo generalmente presente **Sphecidae: Ampulicinae**
- Tibia media con uno o dos espolones apicales (Figura 38.6C); uñas pretarsales sin diente; notaulo presente o ausente **Crabronidae**
- 4(1) Palpos labiales con los dos primeros segmentos alargados y aplanados; los últimos dos segmentos pequeños y cilíndricos, generalmente divergiendo apicalmente (Figura

- 38.7A) 5
- Palpos labiales con los cuatro segmentos similares entre sí, no aplanados (Figura 38.7B) 6
- 5(4) Labro más ancho en la base, con los ángulos basolaterales agrandados y formando una articulación amplia con el clipeo; labro alargado, casi tan largo como ancho o más largo (Figura 38.8A); escopa presente en los esternos metasomales, excepto en las formas parásitas (Figura 38.9A) **Megachilidae**
- Labro con los ángulos basolaterales poco desarrollados, articulación con el clipeo ocupando solamente una parte de la base del labro; labro más ancho que largo (Figuras 38.8B, C); labro alargado en formas parásitas que carecen de escopa; escopa, cuando presente, ubicada en la tibia posterior (Figura 38.9B) **Apidae**
- 6(4) Ápice de la glosa truncado o bilobulado (Figura 38.10B) **Colletidae**
- Ápice de la glosa puntiagudo (Figura 38.10A) 7
- 7(6) Dos suturas debajo del alveolo antenal (Figura 38.11A); fovea facial generalmente presente en hembras y algunos machos (Figura 38.11A) (ausente en ambos sexos de la subfamilia Oxaeinae) **Andrenidae**
- Una sutura debajo de cada alveolo antenal (Figura 38.11B); fovea facial siempre ausente en ambos sexos (Figura 38.11B) **Halictidae**

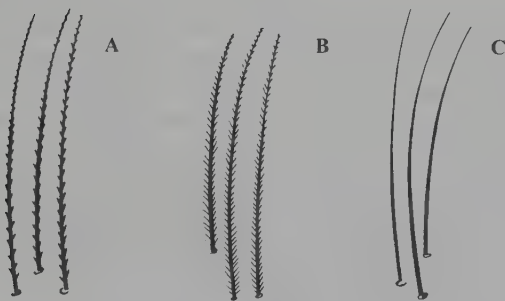


Figura 38.3

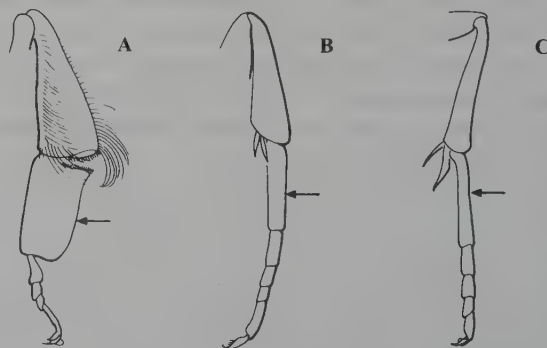


Figura 38.4

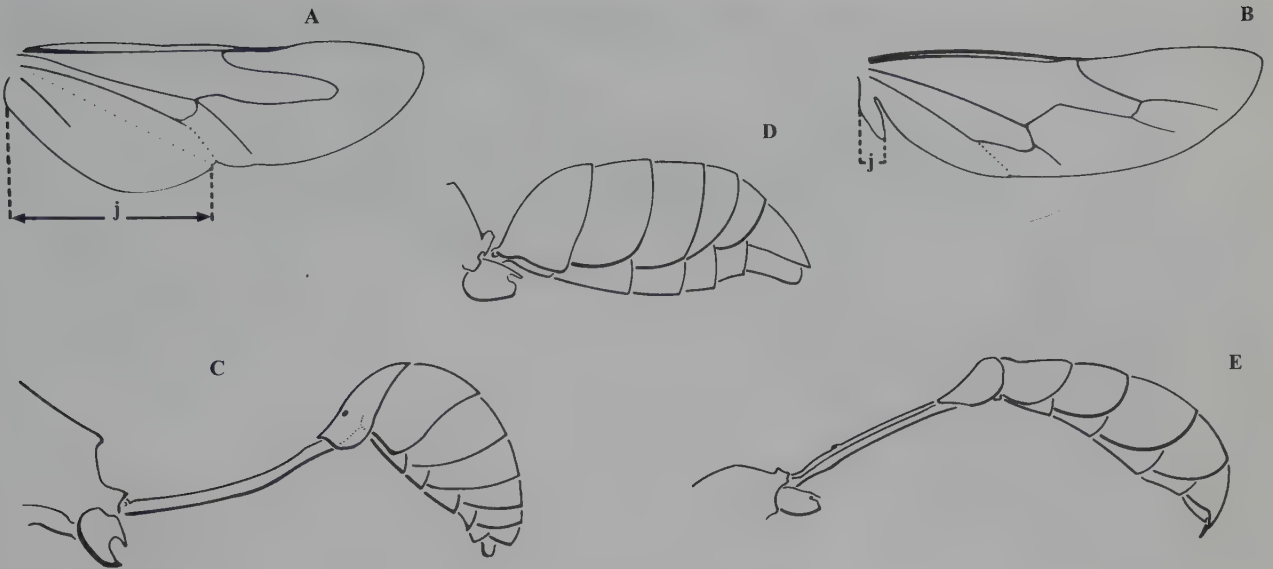


Figura 38.5

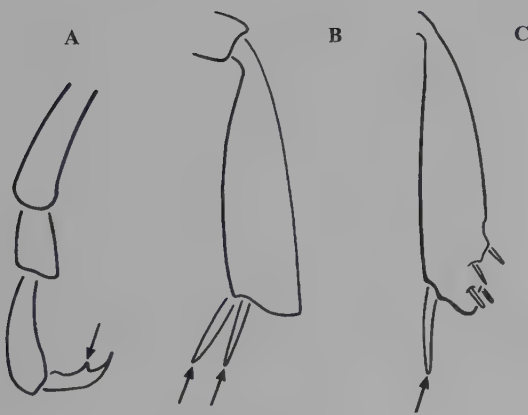


Figura 38.6

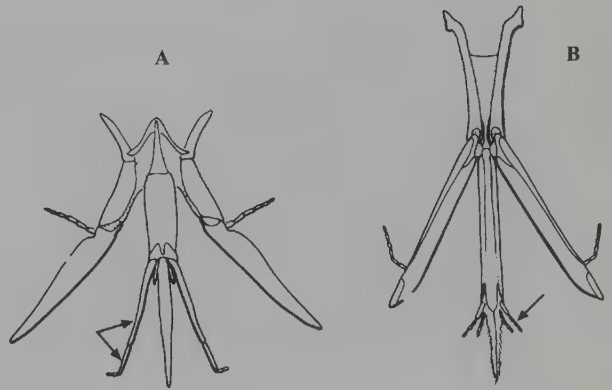


Figura 38.7

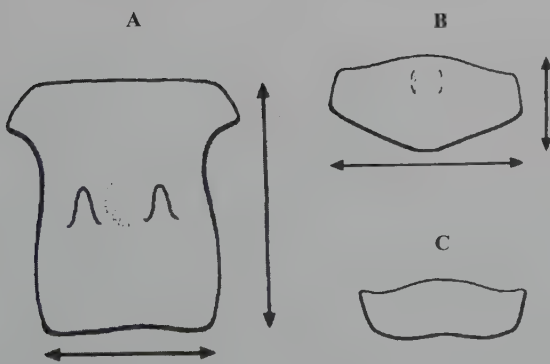


Figura 38.8



Figura 38.9

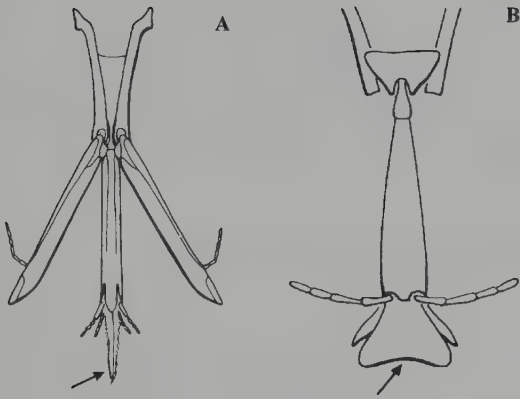


Figura 38.10

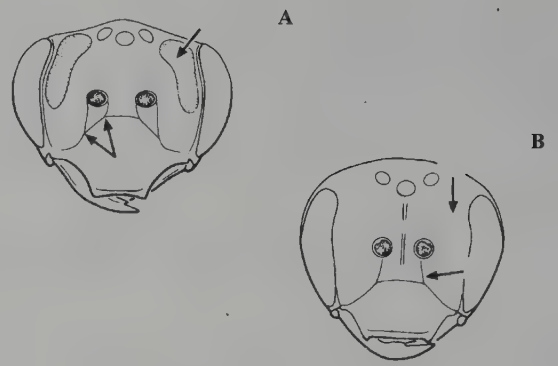


Figura 38.11

CAPÍTULO 39

Familia Sphecidae

S. T. P. Amarante

Diagnosis

Cuerpo revestido por pelos simples, no plumosos o ramificados; antenas con 12 segmentos en las hembras y 13 en los machos; órbitas internas de los ojos no indentadas; mandíbulas con la margen externobasal continua, sin indentación; fórmula palpal 6-4 o 6-3; pronoto con collar alto, muchas veces largo o moderadamente largo, unido de forma inmóvil al mesotórax; margen posterior del pronoto formando un lóbulo redondeado que recubre el espiráculo mesotorácico, tocando o no la tégula; alas anteriores con pterostigma y 9 o más celdas cerradas, con tres o, más raramente, dos celdas submarginales, alas posteriores con dos celdas cerradas; patas posteriores con pectén de limpieza en la superficie interna del basitarso; garras tarsales con dientes en la margen interna o, menos frecuente-

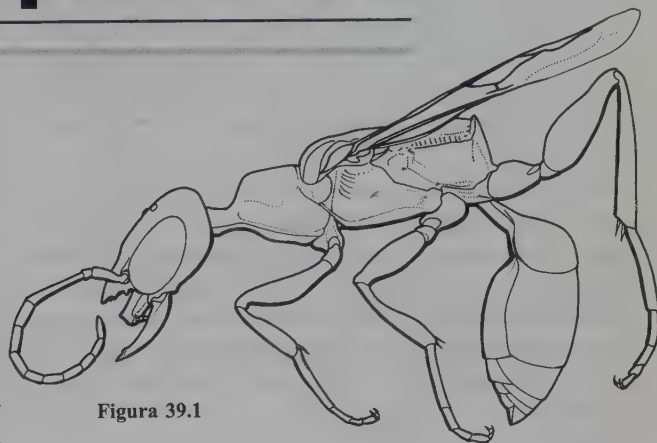


Figura 39.1

mente, simple (algunos Ammophilini y una especie de Sceliphriini, *Sceliphron fistulare* Dahlbom); propodeo largo o moderadamente largo, con metapostnoto (enclausuramiento propodeal) bastante alargado, restringido al dorso propodeal; esterno propodeal presente; placa pigdial ausente; valvas del pene con pequeños dientes en la margen apico-ventral (ausentes en *Dynatus*, Sceliphriini); volsela de la genitalia masculina con dígito móvil (inmóvil apenas en Prionychina); cercos presentes o ausentes. (Figuras 39.1-39.5).

Filogenia y clasificación

La familia, como aquí se trata, es el grupo hermano de Crabronidae+Apidae s. l. Los Ampulicinae y Sphecinae son encontrados en la literatura algunas veces como familias separadas (Krombein 1979; Finnermore 1993), algunas veces como subfamilias de Sphecidae, conjuntamente con las familias actualmente incluídas en Crabronidae (Bohart y Menke 1976; Menke y Fernández 1996). Bohart y Menke (1976:30) ya habían sugerido que si los Sphecidae (=Sphecidae+ Crabronidae) debieran ser divididos en familias, la opción lógica sería dividir el grupo en dos familias, Sphecidae y Larridae (=Crabronidae), sugerencia posteriormente apoyada y fundamentada por Lomholdt (1982) en un estudio filogenético de los Apoidea. En ese mismo estudio,

Lomholdt (1982) consideró como clado único a los Sphecinae y Ampulicinae, reuniéndolos en la familia Sphecidae. Alexander (1992) mantuvo los dos grupos en una sola familia, revisando y aumentando sinapomorfías que soportan la monofilia de la familia. Más recientemente, Melo (1999) refuta esas hipótesis y considera que los dos grupos deben tratarse como familias separadas: Ampulicidae y Sphecidae. En su análisis, Ampulicidae es considerado o como grupo hermano de Heterogynaidae+[Sphecidae+(Crabronidae+Apidae s. l.)], o formando un clado que sería el grupo hermano de [Sphecidae+Heterogynaidae] [Crabronidae+Apidae s. l.]. En este texto consideraré los dos grupos como subfamilias de Sphecidae, aunque las ideas de Melo (1999) tal vez apunten a una hipótesis más consistente. Se necesitan estudios más amplios y definitivos para proponer una clasificación realmente estable.

Las relaciones filogenéticas de los Sphecinae fueron estudiadas por Ohl (1996a), quien propuso una reclasificación para la subfamilia, introduciendo algunos cambios en la clasificación anteriormente propuesta por Bohart y Menke (1963, 1976). La hipótesis de Ohl (1996a) puede representarse como (Sceliphirini (Stangeellini (Ammophilini+Sphecini))). A su vez, Ohl (1996a) propuso para los grupos monofiléticos soportados por sus hipótesis, nombres en desacuerdo con las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Menke (1997) y Amarante (2002) presentaron propuestas para acomodar las hipótesis de Ohl (1996a) a éstas normas.

La clasificación aquí adoptada sigue lo propuesto por Amarante (2002). En ese sistema, los Sphecinae están divididos en cuatro tribus, Ammophilini, Sceliphirini, Sphecini y Stangeellini. Los Sceliphirini se dividen a su vez en tres subtribus, Sceliphirina, Podiina y Chloriontina; (Chloriontina (Sceliphirina+Podiina)). Los Sphecini en dos subtribus, Prionychina y Sphecina. Ohl (1996b) presentó también un análisis filogenético para los Podiina (denominados por él como Podiinae).

Los Ampulicinae se dividen en dos tribus, Ampulicini y Dolichurini, como se propuso en Bohart y Menke (1976). Los resultados de Melo (1999) sugieren que esa clasificación probablemente no se sustente con un análisis filogenético más riguroso.

Taxonomía

Los Sphecidae, como son presentados aquí, comprenden dos subfamilias, Ampulicinae y Sphecinae. Para la Región Neotropical se conocen 17 géneros y 196 especies (Amarante 2005). La referencia básica para el estudio de la familia es Bohart y Menke (1976), una revisión de los géneros del mundo que contiene claves para los géneros, *checklists* de las especies y sinopsis del conocimiento general para todos los grupos hasta entonces. Amarante (2002, 2005) publicó un catálogo sinónimo para la Región Neotropical que incluye registros para países de la región, destaca los estados brasileiros y provincias argentinas, y aporta nuevos registros para diversas especies. Pulawski mantiene disponible la literatura para los Sphecidae (incluso Crabronidae) en una página de Internet, actualizada periódicamente (http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/-Hymenoptera/sphecidae/). Menke y Fernández (1996) publican claves para los géneros neotropicales y actualizan la lista de referencias más importantes sobre la sistemática del grupo para la Región Neotropical, publicadas después de Bohart y Menke (1976). Hanson y Menke (1996) presentan una sinopsis para los esfeciformes de Costa Rica que, a su vez, contiene información importante para la Región Neotropical como un todo.

Biología

Bohart y Menke (1976) revisan la biología para cada género de la familia. Otras obras presentan revisiones de la literatura sobre el comportamiento y biología de avispa solitarias en general, con muchos ejemplos de esfeciformes. Entre los más amplios estudios se pueden destacar como fuentes iniciales de consulta Evans y West-Eberhard (1973) y O'Neill (2001).

Los Ampulicinae son depredadores de cucarachas que construyen nidos o simplemente ocultan la presa en cavidades preexistentes como ramas ahuecadas o aberturas en la madera. Los Sphecinae depredan ortopteroides, larvas de Lepidoptera o arañas; excavan nidos en el suelo, los construyen con barro u ocupan perforaciones preexistentes. La mayor parte de las especies son solitarias, pero pueden presentar diversos tipos de comportamiento social, sin que se conozcan hasta el momento casos de eusocialidad. Algunas especies presentan un comportamiento parasitoide en el que la presa sufre parálisis temporal y es dejada en su propia madriguera o —cuando es picada fuera de la madriguera— se recupera rápidamente de la parálisis y vuelve a moverse. Los machos pueden presentar comportamiento territorial bien desarrollado o derivado, como los de *Dynatus* que protegen el nido (Kimsey 1978).

Las larvas se desarrollan alimentándose externamente de presas capturadas por las hembras y paralizadas con veneno inyectado a través del aguijón. El número de presas varía de uno a varios individuos. La oviposición puede ser sobre la primera presa traída al nido o sobre la última. El huevo se coloca sobre puntos característicos, constantes para cada especie, generalmente en lugares donde el tegumento de la presa es más delicado, tal como la base de las coxas anteriores (Sphecini y Sceliphirini) o medias (Ampulicini). Los nidos pueden ser contruidos antes o después de la captura de la presa. Especies de *Prionyx* y *Podalonia* depositan sus presas en la vegetación cuando excavan el nido (Kurczewski *et al.* 1992). El aprovisionamiento puede ser en masa o, menos frecuentemente, progresivo. *Ammophila* puede mantener varios nidos simultáneamente, con inspecciones y provisión de orugas acorde a las necesidades de la larva en desarrollo (Evans 1965). Especies de *Penepodium*, que nidifican en el suelo, colocan el huevo sobre la última presa todavía fuera del nido, antes de colocar todas las presas en él y cerrarlo definitivamente (Williams 1928).

Tanto en el modo de construcción como en la arquitectura de los nidos hay gran diversidad; pueden ser madrigueras excavadas en el suelo, nidos de barro o cavidades preexistentes adaptadas o modificadas. Los nidos excavados pueden ser contruidos en suelos arenosos a compactos y contener una o más celdas para el desarrollo de las larvas. Gran parte de las especies excavadoras usan las patas anteriores para cavar; en la tibia y los tarsos poseen cerdas largas y rígidas que forman

una estructura similar a un rastrillo. Una notable excepción son las especies excavadoras de *Penepodium*, que usan primordialmente las mandíbulas para esta función y ablandan previamente el suelo con agua que acarrear desde una fuente próxima en las partes bucales o en la molleja (Williams 1928). Para cerrar el nido, *Ammophila* compacta la tierra golpeando con una pequeña piedra que sujeta con las mandíbulas; un ejemplo del uso de herramientas en insectos. Nidos en cavidades preexistentes pueden cerrarse con barro o materia vegetal. Especies de *Penepodium* y *Podium* revisten con resina vegetal el barro usado para dividir la cavidad ocupada en celdas o cerrar el nido (Krombein 1967; García y Adis 1993). Hembras de *Isodontia* cierran sus nidos con materiales tales como hierba o pasto compactados y dividen las celdas con ese mismo material (Bohart y Menke 1976). *Trigonopsis* y *Sceliphron* construyen nidos de barro totalmente expuestos, adheridos a tallos o sobre cualquier sustrato. Algunos Ampulicinae no excavan o construyen nidos; ovipositan sobre su presa, la esconden en fisuras o cavidades adecuadas, y luego la cubren o entierran con detritos (Bohart y Menke 1976).

Los adultos se alimentan principalmente con néctar y otras fuentes de carbohidratos vegetales. Ocasionalmente, las hembras pueden alimentarse lamiendo exudados del punto en el que han aguijoneado a su presa. Frecuentemente se han observado machos visitando flores para colectar néctar.

Métodos de colección

Los Sphecidae se encuentran en diversos ambientes; los adultos se ven más fácilmente en días soleados, en las horas más calientes del día. Es deseable el empleo simultáneo de diversos métodos de colecta para la obtención de material significativo, tales como los listados abajo.

Red entomológica

Redes confeccionadas con tejido transparente y bien resistente, como tul. En cuanto al equipo auxiliar, se recomienda el uso de frascos letales, con Acetato de Etilo o Cianuro.

Vasijas de agua (trampa de Möericke)

Pequeñas vasijas blancas o de colores vivos, generalmente amarillo o azul, conteniendo agua, una pequeña cantidad de detergente (5-10 ml por litro) y alguna sustancia conservante como paraformaldeído, líquido anticongelante para radiadores de automóviles o sal de cocina. Deben disponerse a lo largo de pasajes como sendas, riachuelos o en áreas frecuentadas por las avispas.

Trampa Malaise

Es un método bastante eficiente. La disposición de las trampas es importante para interceptar individuos que van de paso. Para ello se deben buscar sitios que muestren ser rutas de vuelo, como por ejemplo un transecto. Existen varios diseños que pueden emplear cebo, como las trampas en suspensión y el modelo de Townes (Townes 1972).

Barrida

El método es poco eficiente para la captura de la mayor parte de las especies; sin embargo, es apropiada para capturar ejemplares pequeños que estén ocultos o se encuentren sobre la vegetación. Se recomienda el uso de una red con aro triangular, confeccionada con tejido resistente.

Nidos-trampa

Este método permite el estudio de diversos aspectos de la biología de especies que usan cavidades preexistentes (Krombein 1967). Se basa en la utilización de pequeños bloques de madera perforados, o tubos de bambú o cartulina.

Además de estos métodos, el colector puede ir al campo equipado con diversos artefactos, adecuados para la captura de individuos en situaciones particulares. Por ejemplo, se pueden usar frascos de diferentes tamaños para colectar nidos o adultos en situaciones en las que el uso de redes entomológicas no ofrezca resultados; las bolsas plásticas son útiles para capturar individuos posados en lugares que imposibiliten el uso de redes.

Por otra parte, la familiarización del colector con los hábitos de las avispas es importante para la selección del sitio de trabajo. Un reconocimiento del área donde se hará la colección puede ayudar al interesado a decidir donde dispondrá las trampas y concentrar sus esfuerzos en la colecta con red entomológica. Las hembras tienden a establecer rutinas de caza o colección de material para la nidificación, visitando repetidamente un mismo local, lo que permite al colector esperar el momento adecuado para su captura. Especies que usan barro en los nidos, por ejemplo, pueden ser encontradas mientras recogen ese material en pozos o a orillas de riachuelos. Se deben inspeccionar las áreas potencialmente aptas para la nidificación, como puntos con suelo desnudo o barrancos.

Adicionalmente, se recomienda la lectura de obras con reseñas sobre la historia natural de estas avispas (por ejemplo Evans y West-Eberhard 1973; O'Neill 2001) como apoyo para la planificación de las colecciones y la preparación del colector.

Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Sphecidae

- 1 Gáster con peciolo cilíndrico, compuesto solamente por el esterno (Figuras 39.4, 39.5, 39.6) o divisible en dos secciones (Figura 39.3); ala posterior con lóbulo jugal (J) grande, tan largo como el lóbulo claval (C), ostentando una vena anal (Figura 39.7B); Sphecinae 2
- Gáster generalmente sésil; cuando peciolado, peciolo corto, compuesto por el tergo y esterno (Figura 39.1); ala posterior con lóbulo jugal (J) pequeño o ausente (Figura 39.7A); Ampulicinae 5
- 2(1) Tarsos ventralmente con plántulas (Figura 39.8A) y/o uñas tarsales con diente mediano en la margen interna (Figura 39.8C) 3
- Tarsos sin plántulas (Figura 39.8B); garras tarsales sin dientes o con uno o más dientes en la base del margen interno (Figura 39.8D,E) 4
- 3(2) Acetábulo mandibular cerrado por un proceso paramandibular **Sceliphринi**
- Acetábulo mandibular abierto **Stangeellini**
- 4(2) Garras tarsales con dos o más dientes en la margen interna (Figura 39.9A); segunda vena recurrente (2m-cu) generalmente terminando en la tercera celda submarginal (3SM) (Figura 39.9C) **Sphecini**
- Garras tarsales simples o con apenas un diente (Figura 39.9B); segunda vena recurrente (2m-cu) terminando en la segunda celda submarginal (2SM) (Figura 39.9D) **Ammophilini**
- 5(1) Gáster peciolado (Figura 39.1); ápice de la celda marginal alejado del margen del ala; acetábulo de la mandíbula cerrado por un proceso paramandibular **Ampulicini**
- Gáster sésil (Figura 39.2); ápice de la celda marginal tocando la margen del ala; acetábulo de la mandíbula abierto **Dolichurini**



Figura 39.2

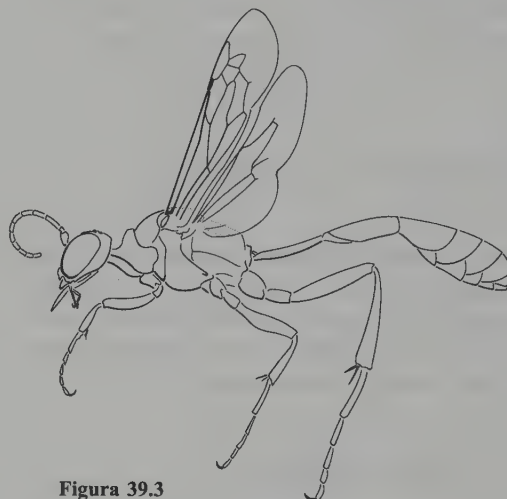


Figura 39.3

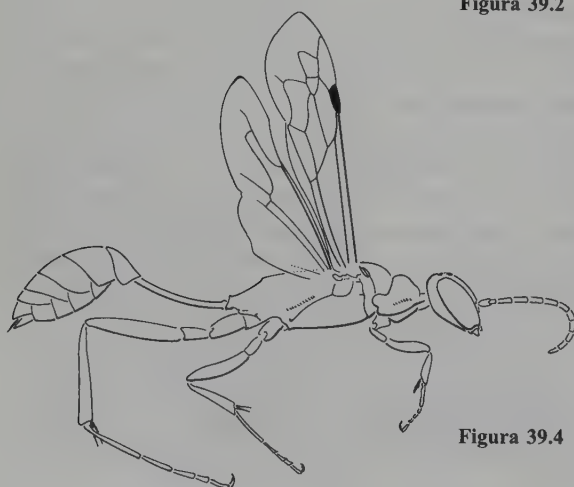


Figura 39.4

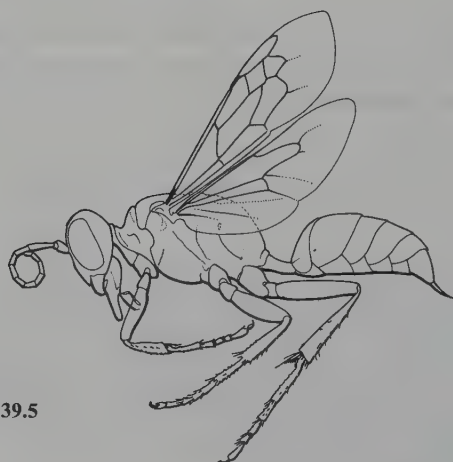


Figura 39.5

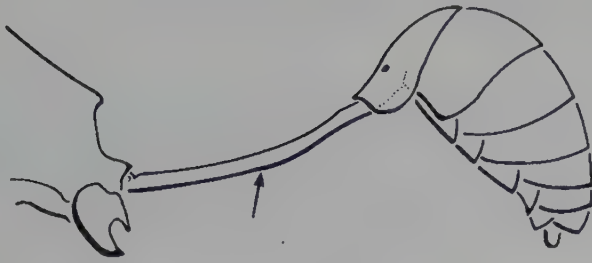


Figura 39.6

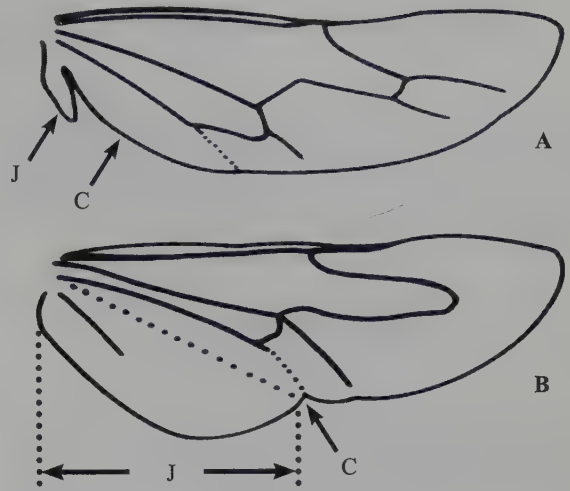


Figura 39.7

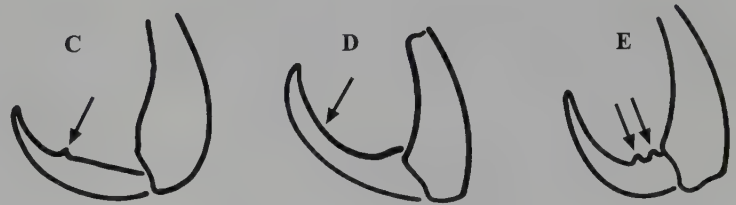
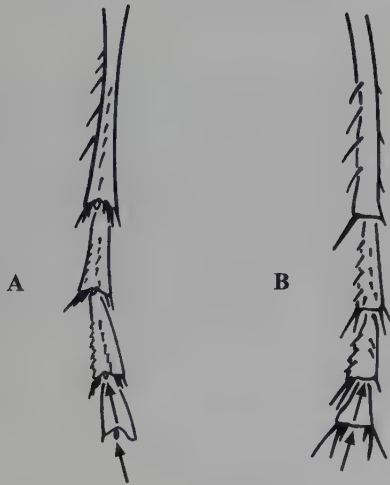


Figura 39.8

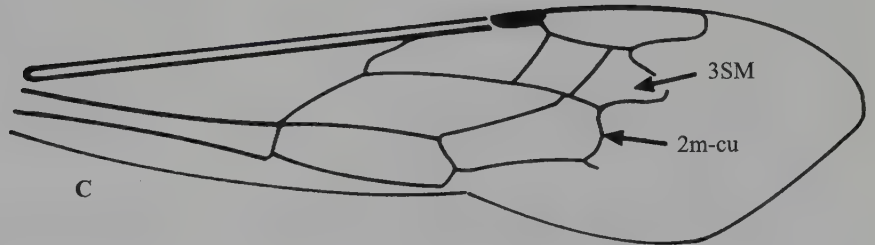
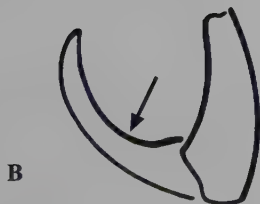
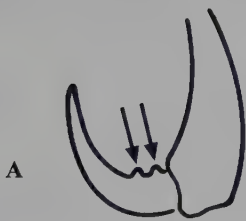


Figura 39.9

Subfamilia Ampulicinae

Avispas cazadoras de cucarachas. Cerca de 167 especies conocidas para el mundo (Finnamore 1993) y 22 en la Región Neotropical (Amarante 2002, 2005). Poco colectadas, quizá por presentar hábitos de caza y nidificación poco conspicuos.

Tribu Ampulicini

(Figura 39.1)

Tribu con 16 especies en un género (Amarante 2002, 2005), raramente colectadas, a pesar de que algunas especies presentan coloración verde metálico vistosa y tamaño moderado. *Ampulex compressa*, especie originaria del Viejo Mundo y depredadora de *Periplaneta americana* (Blattodea), parece haberse establecido en Venezuela y sudeste de Brasil (Menke y Yustiz 1993; Amarante 2002). Esa especie fue introducida en Hawai para el control de la cucaracha *Periplaneta americana* y parece haber contribuido a la disminución de su presa (Williams 1942).

Tribu Dolichurini

(Figura 39.2)

Con dos géneros neotropicales, *Dolichurus* y *Paradolichurus*, y seis especies y subespecies (Amarante 2002, 2005). Muy poco colectadas, tal vez por que muchas especies son inconspicuas y presentan comportamiento similar al de hormigas andando por la vegetación o el ambiente.

Subfamilia Sphecinae

Avispas de tamaño grande a moderado. Con 175 especies en la Región Neotropical (Amarante 2005) y cerca de 600 en el mundo (Finnamore 1993). Depredadoras de arañas, ortopteroides y larvas de Lepidoptera.

Tribu Ammophilini

(Figura 39.3)

Con tres géneros en la Región Neotropical, *Ammophila*, *Eremnophila* y *Podalonia*, reúne 36 especies (Amarante 2005). Avispas esbeltas, caracterizadas por el gáster peciolado largo. Depredadoras de larvas de Lepidoptera, excavan nidos en el suelo.

Tribu Sceliphринi

(Figura 39.4)

Tal vez el grupo más diverso respecto a su historia natural, variando de especies con hábitos pseudo-parasitoides (en *Chlorion*) a especies primitivamente sociales, como en *Trigonopsis*, donde varias hembras comparten un mismo nido (Eberhard 1972, 1974). Avispas excavadoras, ocupantes de perforaciones preexistentes o constructoras de nidos de barro. Depredadoras de cucarachas, grillos, saltamontes o arañas. Se conocen 135 especies en el mundo (Finnamore 1993), de las cuales 77 ocurren en la Región Neotropical (Amarante 2005).

Tribu Sphecini

(Figura 39.5)

Avispas depredadoras de saltamontes y grillos. Excavan nidos en el suelo u ocupan cavidades preexistentes. En la Región Neotropical se registran 61 especies (Amarante 2005) de las cerca de 230 distribuidas por el mundo (Finnamore 1993).

Tribu Stangeellini

Monotípica, con apenas una especie sudamericana, *Stangeella cyaniventris*, encontrada de Brasil Central hasta la Argentina.

Literatura citada

- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia* 34(1):1-139.
- Amarante, S. T. P. 2005. Addendum and corrections to a synonymic catalog of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45:1-18.
- Alexander, B. A. 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:25-61.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1963. A reclassification of the Sphecinae with a revision of the Nearctic species of the tribes Sceliphronini and Sphecini. *University of California Publications in Entomology* 30:91-182.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid Wasps of the World. A generic revision*. University of California Press, Berkeley.
- Eberhard, W. G. 1972. Altruistic behavior in a sphecid wasp: support for kin-selection theory. *Science* 175:1390-1391.
- Eberhard, W. G. 1974. The natural history and behavior of the wasp *Trigonopsis cameronii* Kohl (Sphecidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 125:295-328.
- Evans, H. E. 1965. Simultaneous care of more than one nest by *Ammophila azteca* Cameron (Hymenoptera, Sphecidae). *Psyche* 72:8-23.
- Evans, H. E. y M. J. West-Eberhard. 1973. *The wasps*. Michigan University Press, Ann Harbor.
- Finnamore, A. T. 1993. Series Spheciformes, pp. 280-306, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- García, M. V. B. y J. Adis. 1993. On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 94(4):547-553.
- Kimsey, L. S. 1978. Nesting habits and male behavior in *Dynatus nigripes spinolae* (Lepeletier). *Pan-Pacific Entomologist* 54(1):65-68.
- Krombein, K. V. 1967. *Trap-nests wasps and bees: Life stories, nests and associates*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Krombein, K. V. 1979. Superfamily Sphecoidea, pp. 1573-1740, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico, Apocrita (Aculeata)*. Vol. 2. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Kurczewski, F. E., M. F. O'Brien y M. G. Spofford. 1992. Nesting behavior of *Podalonia robusta* (Cresson) (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Hymenoptera Research* 1:235-239.
- Lomholdt, O. 1982. On the origin of the bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). *Entomologica Scandinavica* 13:185-190.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera) with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* 14:1-55.
- Menke, A. S. 1997. Family-group names in Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of Hymenoptera Research* 6:243-255.
- Menke, A. S. y E. Yustiz. 1993. *Ampulex compressa* (F.) in Venezuela (Hymenoptera: Sphecidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 85:180.
- Menke, A. S. y F. Fernández C. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Revista de Biología Tropical* 44(2):1-68.
- Ohl, M. 1996a. Die phylogenetische Beziehungen der Sphecinae (Hymenoptera: Apoidea: «Sphecidae») aufgrund morphologischer Merkmale des Exoskeletts. *Zoology Beitrage (N. F.)* 37:3-40.
- Ohl, M. 1996b. The phylogenetic relationships within the Neotropical Podiinae with special reference to *Podium* Fabricius (Hymenoptera: Apoidea: «Sphecidae»). *Deutsche Entomologische Z.* 43:189-218.
- O'Neill, K. M. 2001. *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca.
- Townes, H. K. 1972. A light-weight Malaise trap. *Entomological News* 83:239-247.
- Williams, F. X. 1928. Studies in tropical wasps—their hosts and associates (with descriptions of new species). *Bulletin of the Experimental Station of Hawaii Sugar Plant Association, Entomology Series* 19:1-179.
- Williams, F. X. 1942. *Ampulex compressa* (Fabr.), a cockroach-hunting wasp introduced from New Caledonia into Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 11:221-233.

Familia Crabronidae

S. T. P. Amarante

Diagnosis

Cuerpo revestido por pelos simples, no plumosos o ramificados; hembras con doce segmentos antenales y machos con trece (algunas veces doce); órbitas internas de los ojos rectas, cóncavas, sinuosas o indentadas; mandíbulas con la margen externobasal continua o indentada; fórmula palpal variable de 6-4 a 5-3; pronoto con collar variable, alto, usualmente corto, raramente alargado o moderadamente alargado, unido de forma inmóvil al mesotórax; margen posterior del pronoto formando un lóbulo de aspecto redondeado que recubre el espiráculo mesotorácico y toca o no (menos frecuentemente) la tégula; alas anteriores con pterostigma y cinco o más celdas cerradas, con una a tres celdas submarginales o, raramente, ninguna (*Pemphredonini*: *Xysma* spp.); alas posteriores con dos celdas cerradas; patas posteriores con pectén de limpieza en la superficie interna del basitarso; garras tarsales generalmente simples, rara vez con dientes en la margen interna (*Larrini*: *Liris*); propodeo corto a largo, con metaposnoto expandido, formando

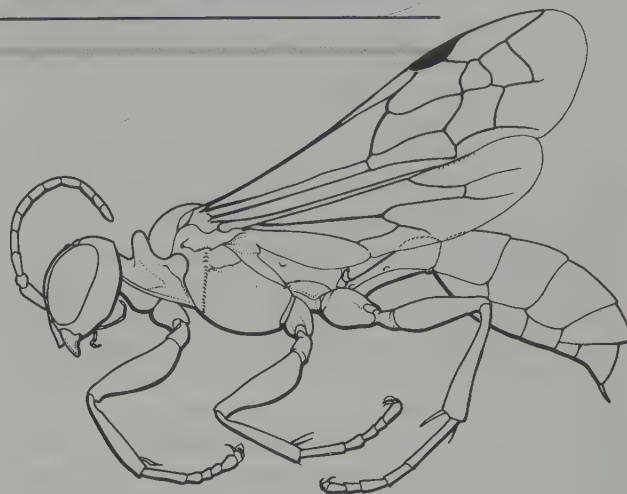


Figura 40.1

un triángulo propodeal, bastante alargado, que se extiende sobre el lado posterior del propodeo, raramente restringido al dorso propodeal; esterno propodeal ausente, pocas veces presente (*Crabroninae*: *Trypoxylon* y *Parapiagetia*); placa pigdial presente o ausente; las valvas del pene rara vez con pequeños dientes en el margen apicoventral; volsela de la genitalia masculina con el dígito inmóvil o, menos frecuentemente, móvil; cercos presentes o ausentes. (Figuras 40.1-40.9).

Filogenia y clasificación

En esta revisión, los Crabronidae son considerados el grupo hermano de Apidae s. l. La familia incluye Astatinae, Bembicinae (= Nyssoninae), Crabroninae (= Larrinae + Crabroninae de Bohart y Menke 1976), Pemphredoninae y Philanthinae. Estas subfamilias se encuentran en la literatura como familias (por ejemplo Krombein *et al.* 1979; Finnermore 1993), o como subfamilias de Sphecidae, junto con Ampulicinae y Sphecinae, incluidas aquí en Sphecidae (Bohart y Menke 1976;

Menke y Fernández 1996). Lomholdt (1982), en un estudio filogenético de los Apoidea, fundamentó la propuesta de Bohart y Menke (1976:30) de que los Sphecidae (Sphecidae + Crabronidae) podrían ser separados en dos familias, Sphecidae y Larridae (=Crabronidae). Este autor sugirió también que los Larridae (=Crabronidae) constituirían el grupo hermano de los Apidae s. l. Alexander (1992b) cuestionó este análisis, proponiendo que los Philanthidae (=Philanthinae) realmente serían el grupo hermano de los Apidae s. l. Ohl (1995) demostró que esta hipótesis no era sustentable pues era soportada por una simplesiomorfia. Melo (1999) mostró más evidencias para

sustentar la hipótesis de monofilia para los Crabronidae y su relación como grupo hermano de Apidae s. l.

El análisis filogenético de Melo (1999) sugiere algunos cambios significativos en el arreglo de las subfamilias de Crabronidae. Las subfamilias monotípicas Laphyragoginae, Xenosphecinae y Entomosericinae, de Bohart y Menke (1976) se eliminan, y algunos géneros se redistribuyen. Según Melo (1999), los Crabronidae incluyen cinco subfamilias: Astatinae (incluyendo Eremiasphecini), Bembicinae, Crabroninae (incluyendo los antiguos Larrinae y géneros como *Dinetus*, *Laphyragogus*, *Mellinus* y *Xenosphex*), Pemphredoninae (incluyendo *Odontosphex* y *Entomosericus*), y Philanthinae. Sin embargo, los análisis de Melo (1999) se basan en pocos representantes, en relación al número de taxones involucrados, además de excluir géneros y tribus importantes para la comprensión de relaciones filogenéticas en la familia. Para tener una clasificación relativamente estable, considero que los cambios propuestos por Melo (1999) deberían ser probados más exhaustivamente. Es importante, sin embargo, destacar que la investigación de este autor representa un avance considerable en el estudio de las relaciones filogenéticas de los Crabronidae. Muchos taxones redistribuidos por Melo (1999: Eremiasphecini, *Dinetus*, *Laphyragogus* y *Xenosphex*), no conocidos en la Región Neotropical, no se incluyen aquí.

Hay pocos estudios o análisis de las relaciones filogenéticas de los géneros de los grupos inferiores al nivel de familia. Alexander (1992a) estudia las relaciones de las tribus y géneros de Philanthinae, y remueve las tribus monotípicas Odontosphecini y Eremiasphecini, aunque sin indicar su probable relación filogenética. Melo (1999) incluye *Odontosphex* en Psenini, tribu de Pemphredoninae y *Eremiasphecium* en Astatinae. Nemkov y Lelej (1996) analizan las relaciones filogenéticas de los géneros de Gorytini (Bembicinae), proponiendo una clasificación en subtribus. Esta clasificación fue descartada por Bohart (2000), quien la consideró inadecuada por no incluir los diversos géneros recién descritos por él en su revisión. Bohart (2000) tampoco sugiere o indica relaciones para sus géneros recién descritos, lo que hace necesario un nuevo análisis de los Gorytini para probar las hipótesis de Nemkov y Lelej (1996).

Taxonomía

Previendo que la clasificación de los Crabronidae deba estar sometida a cambios significativos con un inminente avance del conocimiento de sus relaciones filogenéticas, se optó por una clasificación conservadora. Los Crabronidae, como son presentados en este estudio, comprenden cinco subfamilias para la Región Neotropical: Astatinae, Bembicinae, Crabroninae, Pemphredoninae y Philanthinae. Siendo

conocidos 133 géneros y 1.730 especies (Amarante 2005). Dado que, tradicionalmente, los Crabronidae siempre están acompañados por los Sphecidae, las referencias listadas sobre este mismo tópico en el Capítulo 39 (sobre los Sphecidae), se repiten aquí: Bohart y Menke (1976), referencia básica para el estudio de la familia; Amarante (2002, 2005), catálogo sinónimo para la Región Neotropical; Pulawski, literatura para los Sphecidae (http://www.calacademy.org/research/entomology/Entomology_Resources/Hymenoptera/sphecidae/); Menke y Fernandez (1996), claves para los géneros neotropicales; Hanson y Menke (1996), sinopsis para los esfeciformes de Costa Rica. Invito a los lectores a consultar ese capítulo para mayores detalles.

Biología

Nuevamente, las obras que abarcan todos los Sphecidae, mencionadas en el Capítulo 39, también incluyen los Crabronidae: Bohart y Menke (1976), revisión de la literatura para los géneros de la familia hasta ese momento; Evans y West-Eberhard (1973) y O'Neill (2001), revisiones de la literatura sobre el comportamiento y biología de avispa solitarias en general.

La diversidad de la biología de los Crabronidae es comprensiblemente mayor de lo que se observa en los Sphecidae, dado el número superior de taxones involucrados. Casi todos los órdenes de insectos se utilizan como presas, además de algunos grupos de arañas. La mayor parte de las especies son solitarias, pero se encuentran diversos tipos de comportamiento social incluyendo, al menos, un ejemplo de eusociabilidad (*Microstigmus*, Pemphredoninae). Otras formas de sociabilidad incipientes se encuentran en diferentes grupos, en diferentes grados, desde los comportamientos simplemente gregarios hasta la cooperación entre hembras. Muchos casos se encuentran en grupos distantes filogenéticamente como, por ejemplo, en *Trypoxylon* (Crabroninae: Trypoxylini) y *Cerceris* (Philanthinae: Cercerini). Matthews (1991) y Melo (2000) presentan excelentes revisiones sobre la sociabilidad en Crabronidae.

Las larvas se desarrollan externamente de presas capturadas por las hembras y paralizadas con veneno inyectado a través del aguijón. Una excepción importante se encuentra en Crabronini, donde la hembra de *Krombeinictus nordenae* alimenta a sus larvas con polen (Krombein y Norden 1997 a,b). El número de presas puede variar de uno a varios individuos. La mayor parte de las especies cazan presas vivas, pero las especies de *Microbembex* colectan diversos artrópodos muertos como alimento para sus larvas. El aprovisionamiento puede ser en masa o progresivo, la ovipositora hecha sobre la primera presa traída al nido, sobre la última presa o en la celda vacía antes del inicio del aprovisiona-

miento. El huevo se coloca sobre la presa en puntos característicos, de acuerdo a cada especie —pero constantes para cada una de ellas—, por lo regular en lugares donde el tegumento de la presa es más delicado. Generalmente las larvas se desarrollan alimentándose de las presas en nidos hechos por la madre, pero algunas especies de *Larra* presentan comportamiento parasitoide, en el que la presa se paraliza temporalmente para la ovipostura, retomando sus hábitos normales mientras es consumida por la larva de la avispa. Algunas especies, como en la tribu Nyssonini, no construyen nidos ni capturan presas y son cleptoparásitas de otras avispas (Bohart y Menke 1976).

Los nidos presentan una gran diversidad en forma, construcción y arquitectura y pueden ser túneles excavados en el suelo, nidos de barro o cavidades preexistentes adaptadas o modificadas. Los nidos excavados pueden ser construidos en suelos arenosos a compactos, con una o más celdas para el desarrollo de las larvas. Así como en los Sphecidae, muchas especies excavadoras poseen estructuras fosoriales tarsales, formados por pelos modificados en los tarsos anteriores. Esas especies excavadoras pueden presentar también una placa pigidial sobre el último tergo gastral, característica no encontrada en los Sphecidae. Las modalidades de excavación son bastante variables, pero se pueden resumir en tres formas básicas, la primera que implica el movimiento de solamente las patas anteriores botando el suelo hacia atrás (por ejemplo Bembicini), la segunda es el acarreo del suelo fuera de la madriguera entre la cabeza y las patas anteriores y, finalmente la tercera, en la que se usa la placa pigidial para empujar el suelo fuera del túnel (por ejemplo Cercerini). Algunas especies presentan apenas una forma de excavación, al contrario de otras que combinan varias formas de

excavación. Las especies que usan cavidades preexistentes pueden simplemente ocupar cavidades como galerías abandonadas de escarabajos, que separan en celdas divididas por medio de diversos materiales como barro (por ejemplo *Trypoxylon*) o fragmentos de madera (por ejemplo Crabronini). Otras especies pueden modificar esas cavidades ampliándolas, como, por ejemplo excavando la madera muerta o la médula seca de ramas (por ejemplo Pemphredonini, Crabronini). Otras especies construyen nidos de barro totalmente expuestos (*Trypoxylon*, *Pison*) o con fibra vegetal unida por seda producida por las glándulas mandibulares de las hembras (*Microstigmus*).

El comportamiento reproductivo de esta familia es muy variado. Los machos pueden ser territoriales, estableciéndose y defendiendo territorios en áreas de nidificación o emergencia de hembras (por ejemplo *Tachysphex*, *Sphecius*, *Trachypus*), o protegiendo el nido (por ejemplo *Trypoxylon* y *Oxybelus*).

Métodos de colecta

De la misma manera que Sphecidae, los Crabronidae se encuentran en diversos ambientes; los adultos también prefieren días soleados en las horas más calientes del día. Las mismas técnicas y recomendaciones para colección de Sphecidae se aplican a los Crabronidae, excepto apenas en el uso de redes de barrido. El empleo de esa técnica puede traer mejores resultados en la colecta de individuos muy pequeños de Crabronidae que difícilmente son observados por el colector.

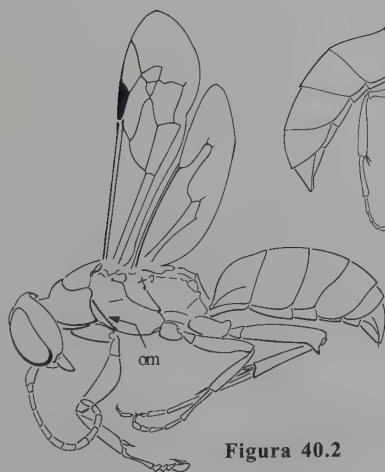


Figura 40.2



Figura 40.3

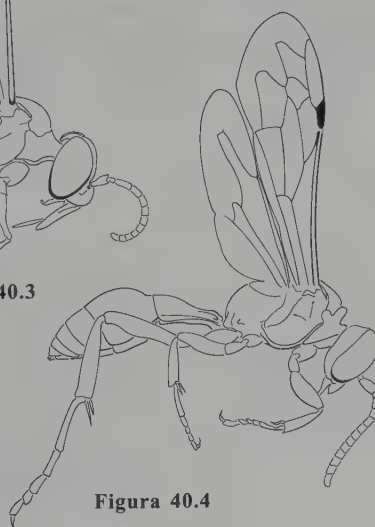


Figura 40.4

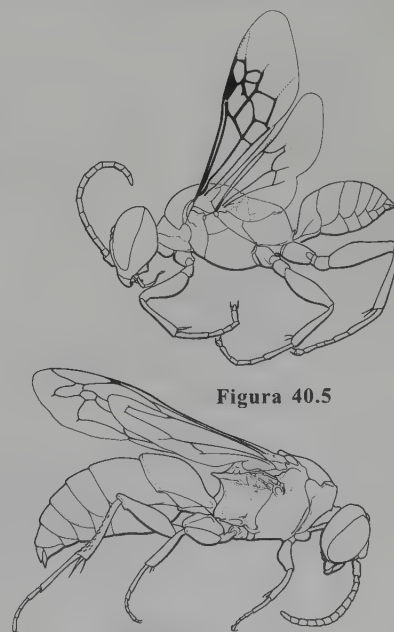


Figura 40.5

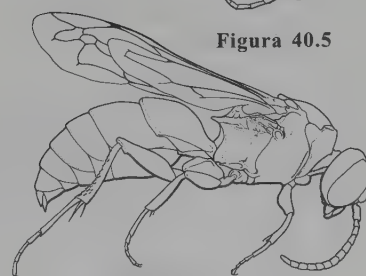


Figura 40.6

Figura 40.7

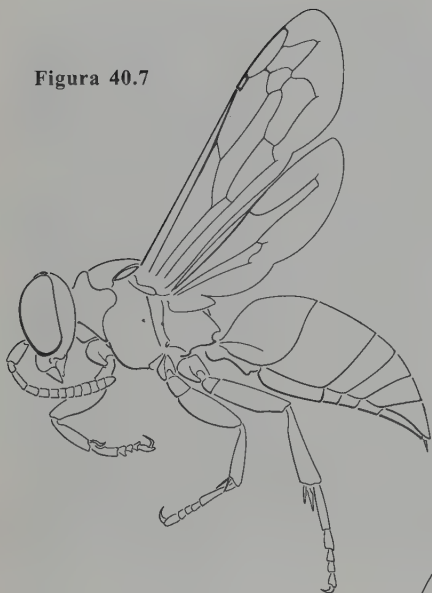


Figura 40.9

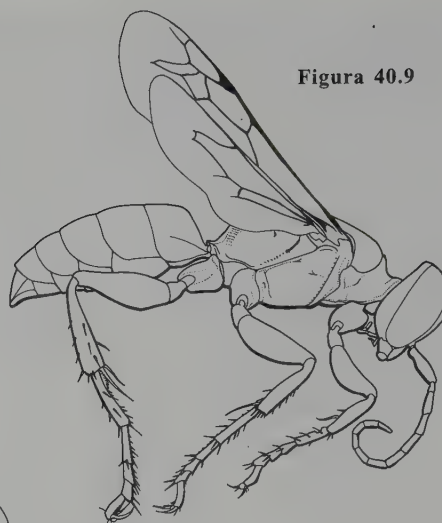


Figura 40.8



Figura 40.10

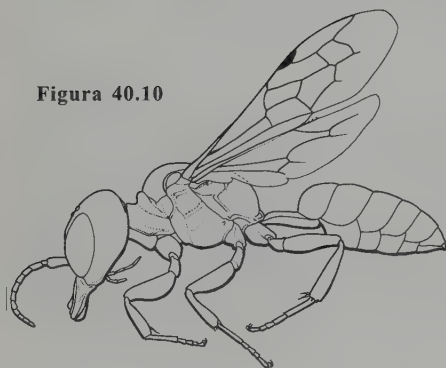


Figura 40.12

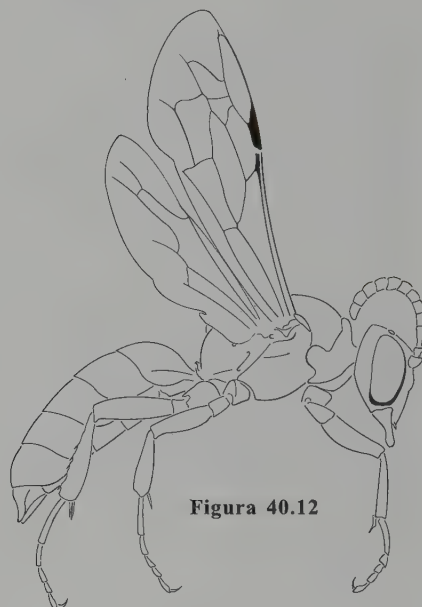


Figura 40.11

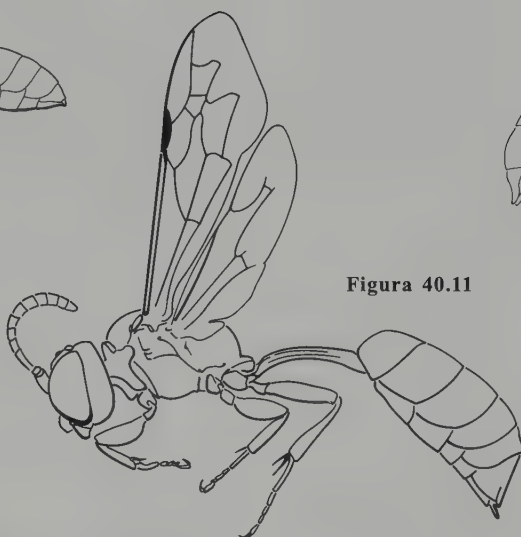


Figura 40.13

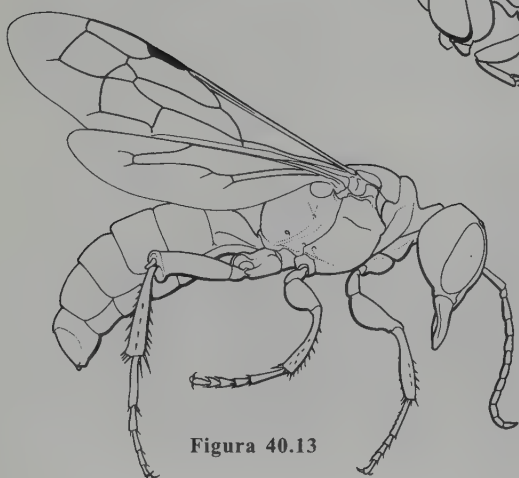


Figura 40.14



Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Crabronidae

Modificada a partir de las claves de Menke y Fernández (1996)

- 1 Tibia media con dos espolones apicales o, raramente, sin espolón (Figura 40.15.A) 2
- Tibia media con un espolón apical (Figura 40.15B) 3

- 2(1) Lóbulo jugal (J) del ala posterior con menos de la mitad del ancho del lóbulo claval (C) (Figura 40.16A); la mayor parte de Bembicinae 9
- Lóbulo jugal (J) del ala posterior aproximadamente tan largo como el lóbulo claval (C) (Figura 40.16B) **Astatinae**

- 3(1) Gáster con pecíolo compuesto solamente por el esterno (s_1), tergo I desplazado hacia el ápice del pecíolo (Figura 40.17A) o ala anterior con estigma (st) bastante largo, casi tan largo como, o más largo que, la celda discal (D) y ala anterior con una, dos o ninguna celda submarginal y una celda discal (Figura 40.17D); Pemphredoninae 4
- Gáster sésil (Figura 40.17C) o pecíolo compuesto por esterno (s_1) y tergo (mt_1) (Figura 40.17B) y ala anterior con estigma (st) estrecho, menor que la celda discal (D) (Figura 40.17E); número de celdas submarginales y discales variable 5

- 4(3) Ala anterior con tres celdas submarginales (SM), estigma (st) estrecho, menor que la celda discal (Figura 40.18A) **Psenini**
- Ala anterior con dos o menos celdas submarginales (SM), estigma (st) grande, tan largo o más largo que la celda discal (Figura 40.18B) **Pemphredonini**

- 5(3) Ocelos posteriores deformados o muy reducidos (Figuras 40.19A, B, C) 6
- Ocelos posteriores normales, circulares con lentes convexas (Figura 40.19D) 8

- 6(5) Vena media (M) del ala posterior divergiendo de la vena M+cu antes de la abscisa cu-a (Figura 40.20A); Philanthinae (en parte, Odontosphecini) 15
- Vena media (M) del ala posterior divergiendo de la vena M+cu después de la abscisa cu-a (Figura 40.20B) 7

- 7(6) Lóbulo jugal (J) del ala posterior aproximadamente tan largo como el lóbulo claval (C) (Figura 40.21A); subfamilia Crabroninae (en parte, Larrini) 18
- Lóbulo jugal (J) del ala posterior con menos de la longitud del lóbulo claval (C) (Figura 40.21B); Bembicinae (en parte, Bembicini) 9

- 8(7) Tórulos contiguos con la sutura frontoclipeal (Figura 40.21D), o en caso contrario, ala anterior con menos de

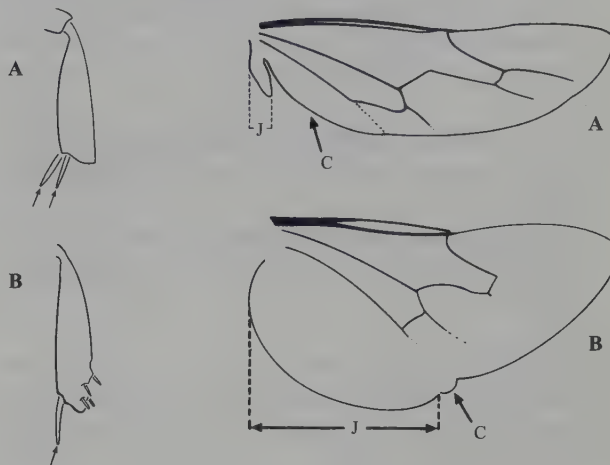


Figura 40.15

Figura 40.16

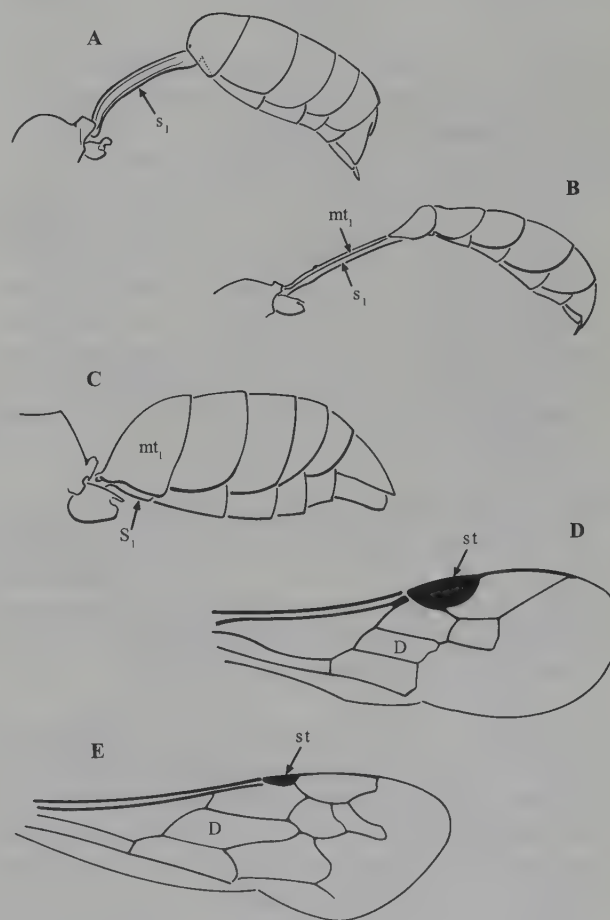


Figura 40.17

- tres celdas submarginales; acetábulo mandibular abierto (excepto en unos pocos géneros con una celda submarginal); gran parte de Crabroninae **18**
- Tórulos separados de la sutura frontoclipeal por lo menos 0.3 veces su diámetro (Figura 40.21C); ala anterior con tres celdas submarginales; acetábulo mandibular cerrado por un proceso paramandibular; subfamilia Philanthinae ... **15**

- 9(7)** Longitud pre-estigmal de la celda submarginal I (1SM) mucho mayor que la mitad de la longitud de la celda (Figura 40.22A) **10**
- Longitud pre-estigmal de la celda submarginal I (1SM) con la mitad o menos de la longitud de la celda (Figura 40.22B) **11**

- 10(9)** Ocelos normales, circulares con lentes convexas (Figura 40.23A); vena media (M) del ala posterior divergiendo de la vena M+Cu antes de la abscisa cu-a (Figura 40.23C) **Stizini**
- Ocelos posteriores reducidos o vestigiales, frecuentemente en forma de cicatrices opacas (Figura 40.23B); vena media (M) del ala posterior divergiendo de la vena M+Cu más allá de la abscisa cu-a (Figura 40.23D) **Bembicini**

- 11(9)** Esterno I simple en la base del segmento gastral I pedunculado (Figura 40.24A); margen lateral del escudo con el borde flexionado hacia arriba, el cual continúa más allá de la tégula (Figura 40.24D); vena media del ala posterior divergiendo de la vena M+Cu antes de la abscisa cu-a (Figura 40.23C) **Mellinini**
- Esterno I con una o dos carenas longitudinales en la base (Figura 40.24B,C); segmento gastral I variable; margen lateral del escudo como el anterior o interrumpida un poco más allá de la tégula por una carena o truncamiento transversal que delimita un lóbulo o área deprimida posterolateral, desviado hacia abajo (Figura 40.24E); media del ala posterior variable **12**

- 12(11)** Ocelos posteriores reducidos a cicatrices en forma de C (Figura 40.19C); órbitas internas convergiendo arriba **Heliocausini**
- Ocelos posteriores normales, circulares, con lentes convexas (Figura 40.19D); órbitas internas usualmente convergiendo abajo o más o menos paralelas **13**

- 13(12)** Esterno I con dos carenas basales longitudinales que divergen posteriormente (Figura 40.24B) o una carena transversal que se bifurca posteriormente; segunda celda submarginal (2SM) peciolada (Figura 40.25A), a no ser que haya apenas dos celdas submarginales; líneas admedianas del escudo fundidas en un único surco **14**
- Esterno I con una carena longitudinal simple (Figura 40.24C); segunda celda submarginal (2SM) no peciolada

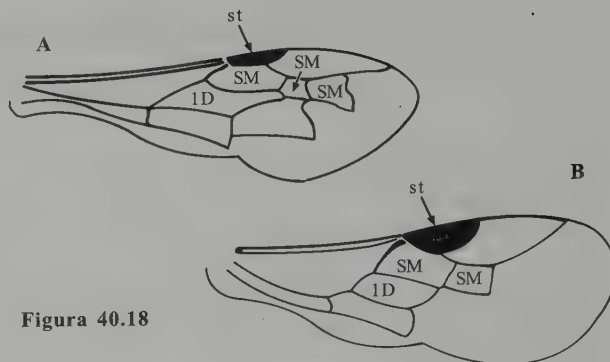


Figura 40.18

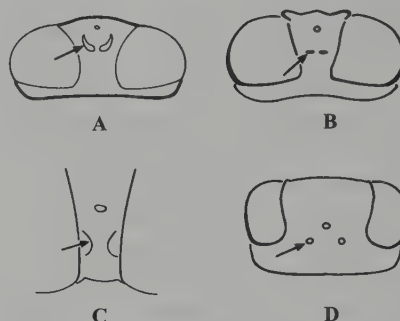


Figura 40.19

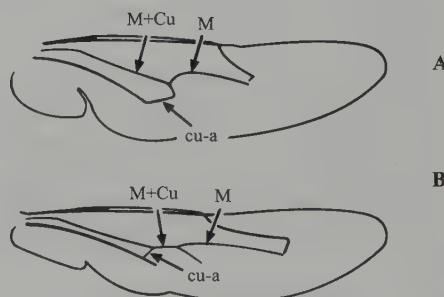


Figura 40.20

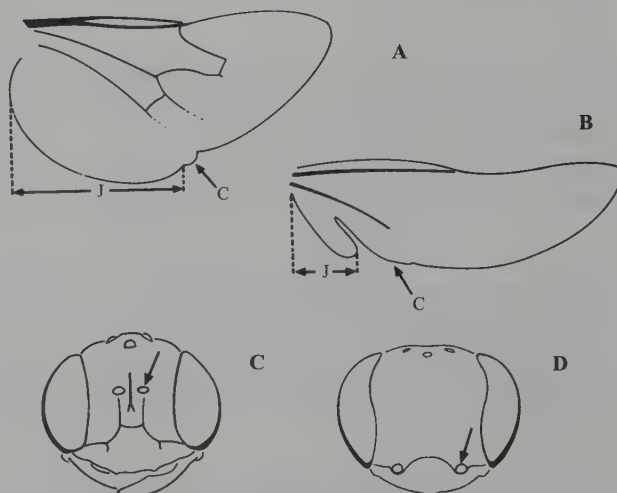


Figura 40.21

(Figura 40.25B), a no ser que haya apenas dos celdas submarginales; líneas admedianas del escudo bien separadas **Gorytini**

14(13) Margen lateral del escudo con un borde flexionado hacia adelante no interrumpido más allá de la tégula, ángulo posterolateral del escudo no proyectado posteriormente como un lóbulo trunco o redondeado (Figura 40.24D)

..... **Alyssontini**
- Margen lateral del escudo plano, sin borde flexionado por encima, próximo a la tégula, ángulo posterolateral del escudo proyectado posteriormente como un lóbulo trunco o redondeado con el ápice desviado hacia abajo, el área desviada generalmente indicada por una carena transversa (Figura 40.24E) **Nyssonini**

15(8) Fémur posterior simple apicalmente (Figura 40.26A); surco episternal presente, extendiéndose casi a la región ventral de la mesopleura (Figura 40.26C)

16
- Fémur posterior trunco apicalmente (Figura 40.26B), el área aplanada frecuentemente reniforme; surco episternal ausente o muy corto (Figura 40.26D)

16(15) Órbita interna del ojo continua, no indentada (Figura 40.27A); hembra con placa pigidial rectangular o cuadrada

..... **Aphilanthopini**
- Órbita interna del ojo angulada o indentada (Figura 40.27B); hembra sin placa pigidial **Philanthini**

17(15) Vena media divergiendo de la vena M+Cu antes de la abcisa cu-a (Figura 40.20A); ambas venas recurrentes (1m-cu, 2m-cu) terminando en la segunda celda submarginal (2SM) (Figura 40.27C); mesopleura sin surco escrobal (Figura 40.27E); órbitas internas convergen fuertemente arriba, casi tocándose en el vértice; ocelos posteriores vestigiales

..... **Odontosphecini**
- Vena media divergiendo de la vena M+Cu después de la abcisa cu-a (Figura 40.20B); segunda vena recurrente (2m-cu) termina en la tercera celda submarginal (3SM) (Figura 40.27D); mesopleura con un profundo surco escrobal horizontal (Figura 40.27F); órbitas internas variando, pero siempre bien separadas hacia el vértice; ocelos posteriores normales, circulares, con lentes convexas

18(7,8) Ocelos posteriores deformados o muy reducidos (Figuras 40.19A, B); lóbulo juglar del ala posterior aproximadamente tan largo como el lóbulo claval (Figura 40.16B)

..... **Larrini**
- Ocelos posteriores normales, circulares con lentes convexas (Figura 40.19 D); lóbulo juglar pequeño, con no más de la mitad de la longitud del lóbulo claval (Figura 40.16A) **19**

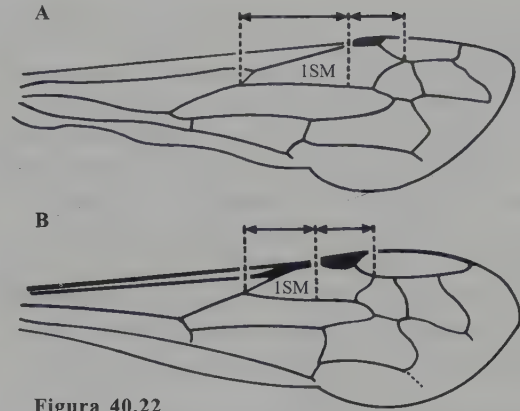


Figura 40.22

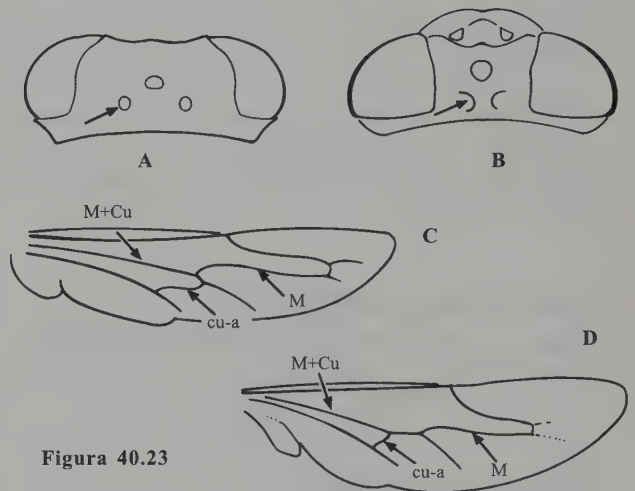


Figura 40.23

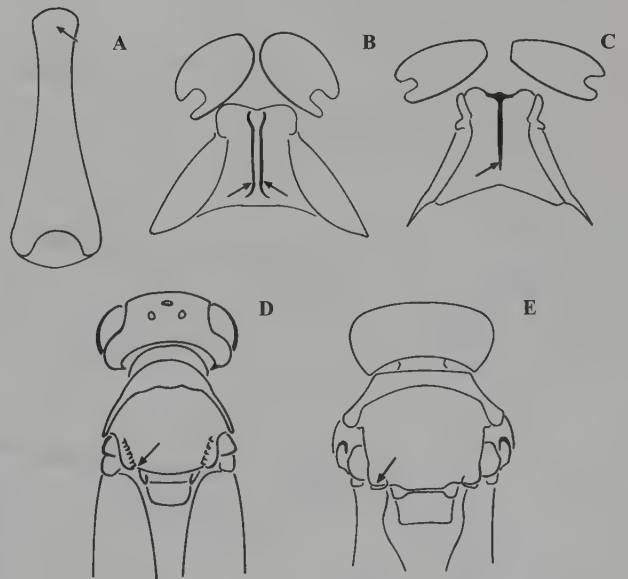


Figura 40.24

19(18) Vena media del ala posterior divergiendo de la vena M+Cu antes de la abscisa cu-a (Figura 40.28A); ala anterior con tres celdas submarginales, segunda peciolada, vénula exterior de la tercera celda submarginal terminando cerca del ápice de la celda marginal; fémur posterior trunco en el ápice (Figura 40.28C) **Scapheutini**

- Vena media del ala posterior divergiendo de la vena M+Cu más allá de la abscisa cu-a (Figura 40.28B); ala anterior con una, dos o tres celdas submarginales, segunda variable, vénula exterior de la tercera celda submarginal generalmente no terminando próxima al ápice de la celda marginal; fémur posterior variable **20**

20(19) Órbitas internas emarginadas o anguladas, algunas veces suavemente (Figura 40.29) **Trypoxylini**

- Órbitas internas rectilíneas, sinuosas o arqueadas, nunca emarginadas **21**

21(20) Celdas submarginal y discal del ala anterior formando una única celda (SM+D) debido a la ausencia de la vena Rs+M (Figura 40.30); metanoto con un par de lamelas foliaceas (escamas) posterolateralmente; propodeo con

una proyección mediana (mucro) **Oxybelini**

- Celdas submarginal y discal separadas por la vena Rs+M; metanoto sin lamelas foliaceas; propodeo sin proyección mediana **22**

22(21) Fémur posterior claviforme, truncado oblicuamente en el ápice (Figura 40.26B), algunas veces con una lamela apicoventral; ala anterior con tres celdas submarginales **Bothynostethini**

- Fémur posterior fusiforme, se estrecha hacia el ápice (Figura 40.26A); ala anterior con una, dos o tres celdas submarginales **23**

23(22) Ala anterior con dos o tres celdas submarginales (SM) (Figuras 40.31A, B) o con apenas una, entonces escapo más corto que la suma de la longitud del pedicelo y los flagelómeros I-II (Figura 40.31D) **Miscophini**

- Ala anterior con una celda submarginal (SM) (Figura 40.31C) y escapo más largo que la suma de la longitud del pedicelo y los flagelómeros I-II (generalmente más largo que el pedicelo + flagelómeros I-IV) (Figura 40.31E) **Crabronini**

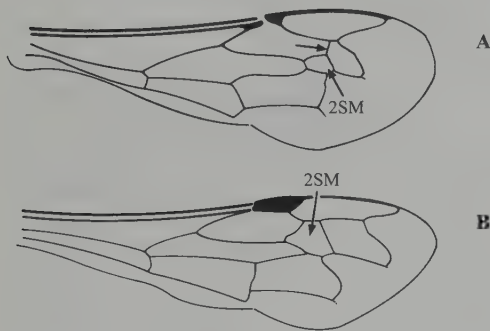


Figura 40.25

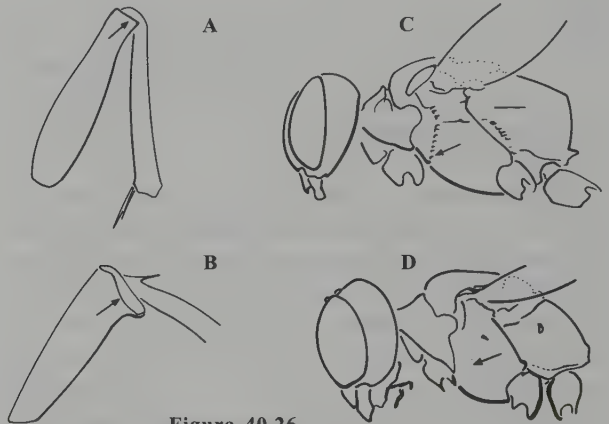


Figura 40.26

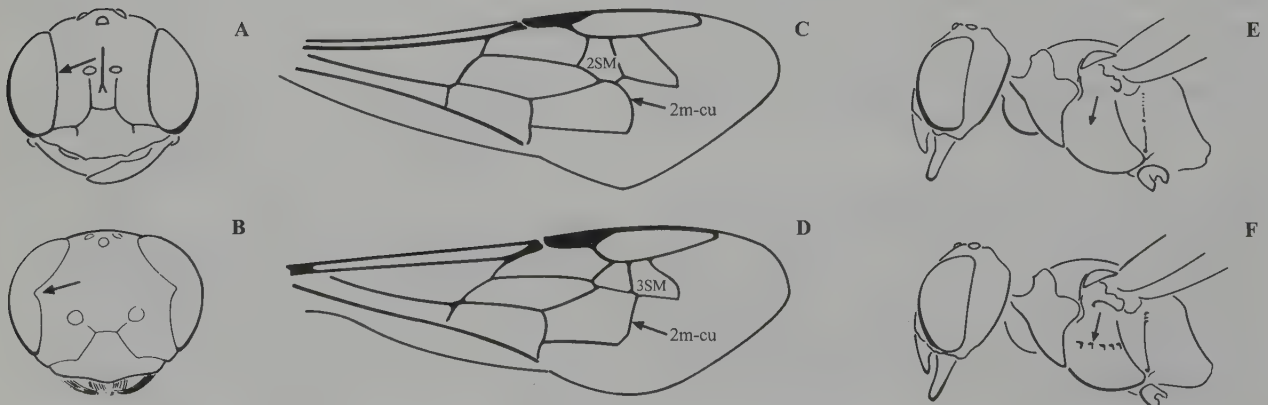


Figura 40.27

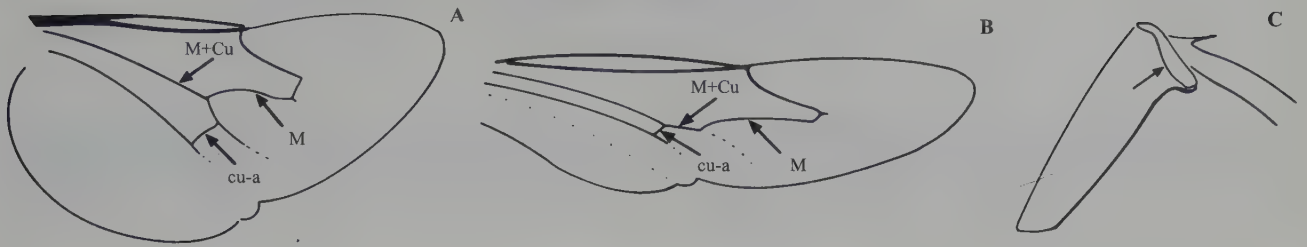


Figura 40.28

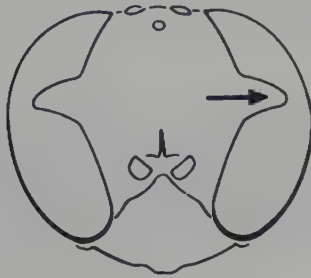


Figura 40.29

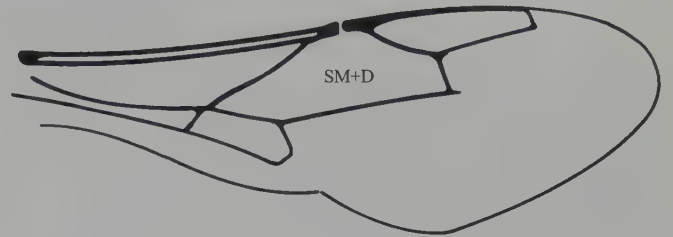


Figura 40.30

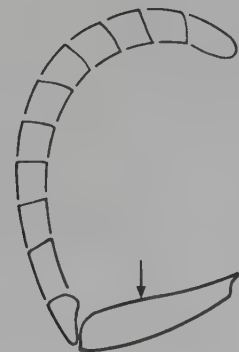
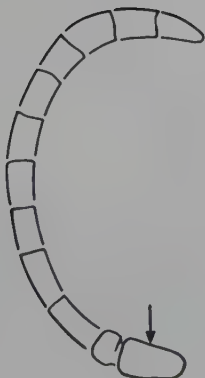
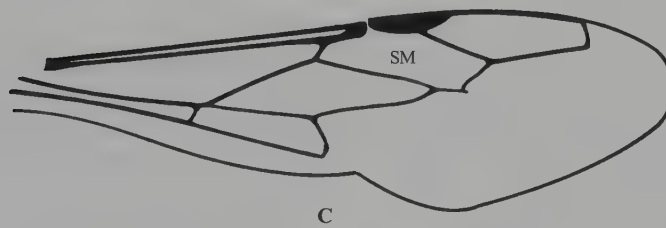
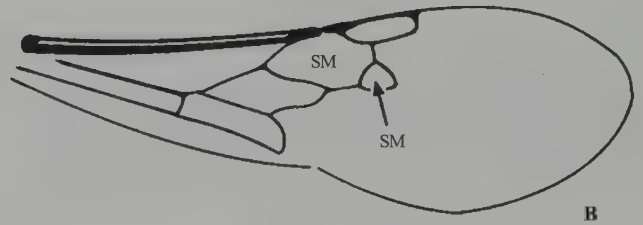
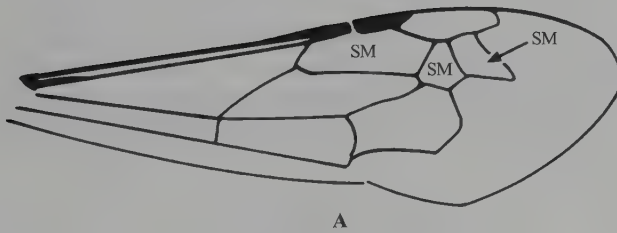


Figura 40.31

Subfamilia Astatinae

(Figura 40.5)

Con cerca de 150 especies conocidas para el mundo (Finnamore 1993) y 30 en la Región Neotropical (Amarante 2002, 2005). De las tres tribus, apenas los Astatini (Figura 40.5)

ocurren en la Región Neotropical, representados por los cuatro géneros de la tribu, *Astata*, *Diploplectron*, *Dryudella* y *Uniplectron*. Depredadores de Hemiptera.

Subfamilia Bembicinae

(Figuras 40.1-40.4, 40.6-40.7)

Segundo mayor grupo de los Crabronidae, con cerca de 1.500 especies en el mundo (Finnamore 1993), 389 de ellas en la Región Neotropical (Amarante 2005). Todas las especies nidifican en el suelo y algunas construyen nidos agregados densos. Varios órdenes de insectos son usados como presas; sin embargo, algunas especies son cleptoparásitas o alimentan a sus larvas con artrópodos muertos. Evans (1966) presenta una revisión de la biología del grupo.

Tribu Alyssonini

(Figura 40.2)

Tribu con pocos representantes en la Región Neotropical, tres especies en dos géneros, *Alysson* (2 especies, México) y *Didineis* (una especie, Cuba), (Amarante 2002, 2005). Depredadores de «Homoptera», generalmente Cicadellidae.

Tribu Bembicini

(Figura 40.3)

La mayor tribu entre los Bembicinae, con más de 460 especies en el mundo (Finnamore 1993) y 122 en la Región Neotropical (Amarante 2005). Las presas pueden ser diversos órdenes de insectos, como Diptera, Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Odonata y Neuroptera. Hembras de *Microbembex* coleccionan artrópodos muertos o moribundos como alimento para sus larvas. Estas especies son comunes en áreas arenosas; las hembras pueden hacer sus nidos en densas agregaciones.

Tribu Gorytini.

(Figura 40.4)

Tribu con una gran diversidad y con el mayor número de representantes en la Región Neotropical, 179 especies en 27

géneros (Amarante 2002) y aproximadamente 420 especies y 40 géneros en el mundo (Finnamore 1993; Hanson y Menke 1996). Depredan diversas familias de «Homoptera». Revisión en Bohart (2000), filogenia en Nemkov y Lelej (1996).

Tribu Heliocausini

Grupo esencialmente sudamericano, hasta hace poco considerado restricto al sur del continente, antes de los registros recientes para el nordeste de Brasil (Piauí, a aproximadamente 42° W, 10° N, Amarante 1993). Con 8 especies en 3 géneros, *Acanthocausus*, *Heliocausus* y *Tiguipa* (Amarante 2002, 2005). Nidificación gregaria, registros de presas incluyen Hemiptera o Araneae. Puede verse una revisión en Fritz y Toro (1976).

Tribu Mellinini

(Figura 40.1)

Grupo monotípico de clasificación controversial (Bohart y Menke 1976; Finnamore 1993; Melo 1999), con 7 especies en la Región Neotropical (Amarante 2002, 2005). Principalmente holárticos, llegan hasta Venezuela. Depredadores de Diptera muscoides, a los que caza alrededor del estiércol. Revisión en Menke (1996).

Tribu Nyssonini

(Figura 40.6)

Con 59 especies distribuidas en 10 géneros en la Región Neotropical (Amarante 2002, 2005). Cleptoparásitas de Gorytini y algunos Crabroninae. Presentan el tegumento considerablemente reforzado, probablemente como una armadura protectora que favorece sus hábitos cleptoparasíticos.

Tribu Stizini

(Figura 40.7)

Grupo con distribución amplia y cerca de 300 especies, pero en la Región Neotropical son conocidas apenas 12 especies pertenecientes al género cosmopolita *Bembecinus* (Amarante

2002, 2005). Representantes de los otros dos géneros de la tribu, *Stizoides* y *Stizus*, están ausentes en la Región Neotropical, sudeste de Asia y Australia, alcanzando México neártico en el Nuevo Mundo.

Los integrantes de la tribu Stizini son depredadores de Orthoptera y Mantodea. Hembras de *Bembecinus* pueden formar extensas agregaciones de nidos.

Subfamilia Crabroninae

(Figuras 40.8 y 40.9)

Mayor subfamilia de los Crabronidae, con al rededor de 3.400 especies en el mundo y 910 listadas para la Región Neotropical (Amarante 2005). Los nidos pueden ser excavados en el suelo, contruidos con barro o hechos al interior de cavidades preexistentes. Depredadores de varios órdenes de insectos y familias de arañas.

Tribu Bothynostethini

Tribu restricta al Nuevo Mundo, con tres géneros, *Bothynostethus*, *Sanaviron* y *Willinkiella*, reuniendo 12 especies en la Región Neotropical (Amarante 2005) y dos en la Región Neártica. Las especies de *Bothynostethus* predan Chrysomelidae (Coleoptera).

Tribu Crabronini

(Figura 40.8)

Con 379 especies en 24 géneros en la Región Neotropical (Amarante 2005). Insectos de diversos órdenes son utilizados como presas, incluyendo Diptera, Psocoptera, Homoptera, Lepidoptera, Trichoptera y Coleoptera. Los nidos son hechos generalmente en cavidades preexistentes, en la madera o en el interior de ramas, muchas veces modificadas o ampliadas con ayuda de las mandíbulas. Algunas especies de *Crossocerus* con placa pigidial bien desarrollada, tal vez sean excavadoras (Hanson y Menke 1996).

Tribu Larrini

(Figura 40.9)

Con 172 especies en 5 géneros para la Región Neotropical, *Liris*, *Larra*, *Tachytes*, *Tachysphex* y *Parapiagetia* (Amarante 2002, 2005). Predominantemente excavadores y predadores de ortopteroides. Las especies de *Larra* son parasitoides de Gryllotalpidae.

Tribu Miscophini

Con 52 especies en 5 géneros para la Región Neotropical, *Miscophus*, *Solierella*, *Plenoculus*, *Lyroda* y *Nitela* (Amarante 2005). Utilizan cavidades preexistentes para nidificar, algunas especies de *Nitela* ocupan nidos vacíos de *Trypoxylon*. Predadores de Araneae, Psocoptera y Hemiptera.

Tribu Oxybelini

De los 5 géneros de la tribu, apenas *Oxybelus* está representado en la Región Neotropical, con 70 especies (Amarante 2002, 2005). Especies excavadoras y predadoras de Diptera.

Tribu Scapheutini

Tribu exclusivamente Neotropical, con 5 especies en dos géneros, *Scapheutes* y *Bohartella* (Amarante 2002, 2005). Depredadores de ortopteroides, ninfas de Acrididae o Tetti-goniidae. Revisión en Menke y Vardy (1980).

Tribu Trypoxylini

Con 5 géneros, *Aulacophilus*, *Pison*, *Pisonopsis*, *Pisoxylon* y *Trypoxylon*, todos representados en la Región Neotropical por 220 especies (Amarante 2005). Así mismo, todas ellos son predadores de Araneae.

Los integrantes de la tribu Trypoxylini utilizan predominantemente barro para nidificar; lo hacen en cavidades preexistentes en la madera, o construyen nidos totalmente expuestos.

Trypoxylon es el segundo mayor género de los Crabronidae, con más de 660 especies en el mundo, 165 conocidas para la Región Neotropical (Amarante 2005).

Subfamilia Pemphredoninae

(Figuras 40.10 y 40.11)

Con alrededor de 860 especies en el mundo, 185 en la Región Neotropical (Amarante 2005). Las especies están entre las más pequeñas de los Crabronidae, raramente con más de 10 mm de longitud. Nidifican en el suelo, en ramas, o construyen nidos suspendidos, predando generalmente «Homoptera», con menos frecuencia Thysanoptera o Collembola.

Tribu Pemphredonini

(Figura 40.10)

Son conocidas cerca de 400 especies en el mundo, 106 ocurriendo en la Región Neotropical (Amarante 2002, 2005). Nidos

en el suelo, en ramas o suspendidos con seda y material articulado. Depredan Aphidae, Thysanoptera o Collembola. *Microstigmus* tiene por los menos una especie eusocial.

Tribu Psenini

(Figura 40.11)

Con aproximadamente 460 especies en el mundo y 79 en cinco géneros en la Región Neotropical, *Mimumesa*, *Pluto*, *Psen*, *Pseneo* y *Psenulus* (Amarante 2005). Las especies son predominantemente excavadoras, sin embargo algunas nidifican en ramas. Depredan «Homoptera».

Subfamilia Philanthinae

(Figuras 40.12-40.14)

Contiene cerca de 1.100 especies en el mundo, de las cuales 216 ocurren en la Región Neotropical (Amarante 2005). Depredan principalmente Coleoptera e Hymenoptera. Los nidos excavados en el suelo, contienen generalmente varias celdas.

Tribu Aphilanthopini

(Figura 40.12)

Con apenas un género y una especie en la Región Neotropical, *Clypeadon dreisbachi* (Bohart) (Amarante 2002, 2005). Depredadores de hormigas.

Tribu Cercerini

(Figura 40.13)

Con cerca de 900 especies en dos géneros en el mundo, *Cerceris* y *Eucerceris*, representados por 175 especies en la Región Neotropical (Amarante 2005). *Cerceris* es el mayor género de los Crabronini, con más de 930 especies en el mun-

do, 169 en la Región Neotropical (Amarante 2005). Depredadores de Coleoptera, raramente de otros Hymenoptera.

Tribu Odontosphecini

Con apenas un género, *Odontosphech*, y 4 especies en el mundo, 3 de las cuales se encuentran en la Región Neotropical (Bolivia y Argentina) (Amarante 2005). Alexander (1992a) removió el género de Philanthinae, sin indicar su parentesco con los otros Crabronidae, y Melo (1999) lo consideró como miembro de Psenini. Depredadores de Hemiptera.

Tribu Philanthini

(Figura 40.14)

Con cerca de 150 especies en el mundo, en la Región Neotropical son conocidas 37 especies y dos géneros, *Philanthus* y *Trachypus* (Amarante 2002, 2005). Las hembras son depredadoras de Apidae. Biología en Evans y O'Neill (1988).

Literatura citada

- Amarante, S. T. P. 1993. Collecting in northeastern Brasil. *Sphecos* 25:16-20.
- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia* 34(1):1-139.
- Amarante, S. T. P. 2005. Addendum and corrections to a synonymic catalog of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45:1-18.
- Alexander, B. A. 1992a. A cladistic analysis of the subfamily Philanthinae (Hymenoptera: Sphecidae). *Systematic Entomology* 17:91-108.
- Alexander, B. A. 1992b. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 1:25-61.
- Bohart, R. M. 2000. A review of Gorytini in the Neotropical Region (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicinae). *Contributions in Entomology, International* 4:111-259.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. *Sphecid wasps of the world. A generic revision*. University of California Press, Berkeley.
- Evans, H. E. 1966. *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Evans, H. E. y M. J. West-Eberhard. 1973. *The wasps*. Devon, David & Charles Newton Abbot.
- Evans, H. E. y K. M. O'Neill. 1988. *The natural history and behavior of North American beewolves*. Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- Finnamore, A. T. 1993. Series Spheciformes, pp. 280-306, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Fritz, M. A. y H. Toro G. 1976. Las especies de Heliocausini (Hym., Sphecidae - Nyssoninae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 35:17-38.
- Hanson, P. y A. S. Menke. 1996. The sphecid wasps (Sphecidae), pp. 621-649, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Krombein, K. V. 1979. Superfamily Sphecoidea, pp. 1573-1740, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico, Apocrita (Aculeata)*. Vol. 2. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Krombein, K. V. y B. B. Norden. 1997a. Nesting behavior of *Krombeinictus nordenae* Leclercq, a sphecid wasp with vegetarian larvae (Hymenoptera: Sphecidae: Crabroninae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99:42-49.
- Krombein, K. V. y B. B. Norden. 1997b. Bizarre nesting behavior of *Krombeinictus nordenae* Leclercq (Hymenoptera: Sphecidae, Crabroninae). *Journal of South Asian Natural History* 2:145-154.
- Lomholdt, O. 1982. On the origin of the bees (Hymenoptera: Apidae, Sphecidae). *Entomologica Scandinavica* 13:185-190.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera) with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Natural History Museum, University of Kansas* 14:1-55.
- Melo, G. A. R. 2000. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea), pp. 85-130, en: Martins, R., T. M. Lewinsohn y M. S. Barbeitos (eds.). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Vol. 8. Série Oecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Matthews, R. W. 1991. Evolution of social behavior in sphecid wasps, pp. 570-602, en: Ross, K. G. y R. W. Matthews. *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca.
- Menke, A. S. y C. Vardy. 1980. A synopsis of the tribe Scapheutini (Hymenoptera: Sphecidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 34:73-85.
- Menke, A. S. y F. Fernández C. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Revista de Biología Tropical* 44 (2):1-68.
- Nemkov, P. G. y A. S. Lelej. 1996. Phylogenetic relationships and classification of the digger wasp tribe Gorytini (Hymenoptera: Sphecidae, Nyssoninae). *Far Eastern Entomologist* 37:1-14.
- Ohl, M. 1995. Die phylogenetische Beziehungen von Grabwespen und Bienen: Stand der Forschung, Probleme, Perspektiven (Hymenoptera: Apoidea). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 10:629-632.
- O'Neill, K. M. 2001. *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca.

CAPÍTULO 41

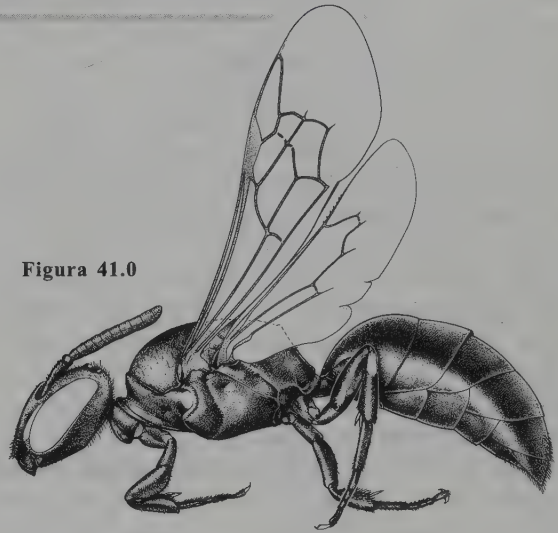
Familia Colletidae

V. H. Gonzalez

Diagnosis

Glosa corta, más ancha que larga, ampliamente truncada o bilobulada (Figura 41.3); glosa con borde preapical sobre la superficie dorsal (anterior) separando transversalmente el área anillada de los lóbulos apicales sedosos (presente sólo en algunos machos); anillos finos y próximos unos a otros, sedas de los anillos comúnmente pequeñas, romas, espatuladas o capitadas. Labro generalmente más ancho que largo, con el margen apical bordeado de sedas. Usualmente una sutura subantenal. Surco episternal generalmente presente, bien extendido debajo del surco escrobal, excepto en *Diphaglossini* y *Dissoglottini*. Triángulo del propodeo sin sedas. Escopa ausente o bien desarrollada sobre el trocánter y basitarso posterior de la hembra,

Figura 41.0



algunas veces sobre los esternos metasomales. Esterno 7 del macho generalmente con el disco reducido y apodemas largos que se extienden basolateralmente con uno a tres pares de lóbulos o procesos apicales, frecuentemente sedosos y elaborados. Figuras 41.0-41.2.

Filogenia

Como se mencionó anteriormente, Colletidae ha sido considerada como la familia más basal de todas las abejas debido a su distribución geográfica, principalmente austral, y la glosa corta, truncada o bilobulada como en las avispa esfecomorfas y otros himenópteros. Sin embargo, su posición basal todavía es controversial, principalmente por las diferentes interpretaciones evolutivas de algunos caracteres (por ejemplo glosa corta, truncada o bilobulada). Tales caracteres son tradicionalmente considerados plesiomórficos, apoyando la posición basal de Colletidae, aunque también existen argumentos igualmente válidos, apoyados en evidencias, sobre su posible apomorfia; es decir, la glosa corta de los colétidos también podría haberse originado de una

proto-abeja con lengua corta y puntiaguda como la presente en las otras familias de lengua corta (por ejemplo Andrenidae) y no necesariamente es una condición ancestral que las relaciona directamente con las avispa esfecomorfas (Michener 2000a). Los caracteres de la glosa y esterno 7 del metasoma en los machos mencionados en la diagnosis son características únicas de esta familia que indican la holofilia del grupo (Michener 2000a).

Las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de Colletidae fueron estudiadas por Alexander y Michener (1995), aunque la posición de algunas de ellas está por aclarar. Por ejemplo, en algunos análisis *Diphaglossinae* resultó como el grupo hermano de todos los colétidos e incluso dentro de Colletinae, lo cual significa que Colletinae es posiblemente un grupo parafilético. *Hylaeinae* y *Xeromelissinae* son grupos hermanos, cercanamente relacionados con *Euryglossinae*.

Biología

La biología de especies neotropicales es, en general, pobremente conocida. Colletidae son abejas solitarias que usan la glosa para recubrir las celdas de cría con una sustancia similar al celofán, lo cual es una característica única de esta familia (Michener 2000b). Los nidos pueden ser hechos en el suelo, madera descompuesta o tallos de plantas. La mayoría de especies probablemente son diurnas, aunque varias especies de Diphaglossinae tienen grandes ocelos y son activas al amanecer o al atardecer (Griswold *et al.* 1995).

La fauna andina de colétidos es interesante y prácticamente desconocida. *Cadegualina andina* tiene un área malar considerablemente alargada (Figura 41.10) y se encuentra por encima de los 2.800 m de altura en los Andes tropicales. Las abejas con cabezas alargadas, como *C. andina*, generalmente son relacionadas con la visita a flores de corolas profundas; sin embargo, absolutamente nada es conocido sobre la biología de esta especie. Aunque las abejas del género *Colletes* típicamente hacen nidos en el suelo, al menos una especie de los Andes nidifica en tallos secos (Benoist 1942). Varias especies andinas de *Chilicicola* han sido colectadas solamente de nidos construidos en los tallos secos de las inflorescencias de varias especies de frailejón (Asteraceae, *Espeletia*) y otros arbustos de los páramos (Michener 2002; Gonzalez y Michener 2004). En general, la diversidad de tales sitios de nidificación de los colétidos andinos todavía está por explorar.

Diversidad y distribución

Colletidae es muy diversa y abundante en las zonas templadas de Australia y Sudamérica (Michener 1979). Según Michener (2000a) hay más de 2000 especies en todo el mundo, de las cuales aproximadamente un 15 % están presentes en el Neotrópico. Las cinco subfamilias reconocidas actualmente en Colletidae pueden condensarse en dos grandes grupos: 1) abejas abundantemente cubiertas de sedas y con grandes escopas que cubren desde las coxas hasta los basitarsos en las patas (Figura 41.1; Colletinae y Diphaglossinae) y 2) abejas con pubescencia corta y rala (dispersa) en el cuerpo y sin escopa, algunas veces parecidas a avispa (Figura 41.2; Euryglossinae, Hylaeinae y Xeromelissinae). La subfamilia Euryglossinae se encuentra solamente en Australia, las otras se encuentran en nuestra área.

Colletinae

Se encuentra en todo el mundo. Antes se reconocían dos tribus (Colletini y Paracolletini), pero Michener (2000a) considera que las diferencias entre ellas no son lo suficientemente significativas como para reconocerlas separadamente, debido a la presencia de grupos con características intermedias. En todo el mundo se reconocen 17 géneros, 7 de los cuales están en el Neotrópico. *Colletes* es el género más común y más grande en el número de especies.



Figura 41.1

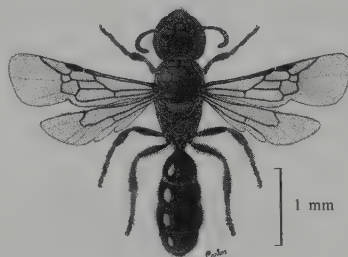


Figura 41.2

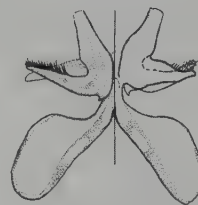


Figura 41.4



Figura 41.5

apodemas
basolaterales

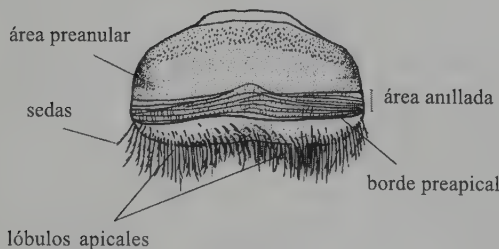


Figura 41.3

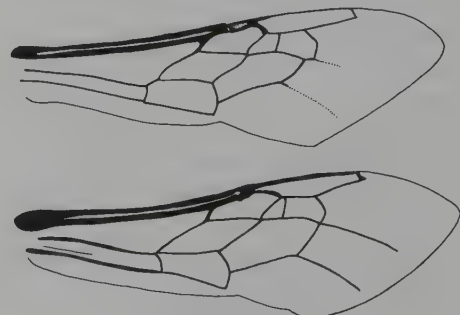


Figura 41.6

Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Colletidae

- 1 Abejas con sedas abundantes sobre el cuerpo (Figura 41.1), escopa bien desarrollada sobre el fémur posterior 2
- Abejas cubiertas con sedas cortas y ralas (dispersas) (Figura 41.2), sin escopa sobre el fémur posterior 3
- 2(1) Estigma pequeño, más corto que el prestigma (Figura 41.6); Diphaglossinae 4
- Estigma generalmente grande, al menos más largo que el prestigma **Colletinae**
- 3(1) Escopa rala sobre los esternos 1 a 3 de la hembra (Figura 41.7), área supraclipeal plana; Xeromelissinae 6
- Escopa ausente, área supraclipeal elevada (Figura 41.9) **Hylaeinae**
- 4(2) Primer flagelómero muy largo, casi igual o más largo que el escapo y mucho más largo que los siguientes flagelómeros (Figura 41.8) **Tribu Caupolicanini**
- Primer flagelómero corto, mucho más corto que el escapo y los siguientes flagelómeros 5
- 5(4) Espacio malar muy largo, casi un tercio de la longitud del ojo compuesto o más largo (Figura 41.10) **Tribu Diphaglossini**
- Espacio malar corto o ausente **Tribu Dissoglottini**
- 6(3) Lóbulo paraocular conspicuamente proyectado dentro del clipeo como en la Figura 41.11 **Tribu Xeromelissini**
- Lóbulo paraocular no proyectado dentro del clipeo **Tribu Chilicolini**

Diphaglossinae

Está limitada al Hemisferio Occidental y presenta la mayor diversidad en los trópicos. Contiene alrededor de 60 especies

distribuidas en 9 géneros. Existen tres tribus: Diphaglossini, Caupolicanini y Dissoglottini. La tribu Caupolicanini es la más numerosa de las tribus con casi el 70 % de las especies de la familia.

Hylaeinae

La integran abejas muy pequeñas, bastante similares a avispa esfécidas. Tiene amplia distribución y es, además, muy abundante y diversa en la Región Australiana. Existen alrededor de 750 especies en todo el mundo agrupadas en 9 géneros; *Hylaeus* contiene el 80 % de las especies de la subfamilia y es el único género presente en todos los continentes; los demás géneros están restringidos a Australia.

En el Neotrópico existen seis subgéneros de *Hylaeus* con aproximadamente 30 especies descritas, uno de ellos, [*H. (Spatulariella) punctatus*], es introducido (Michener 2000a). *Hylaeus (Orohylaeus)* es endémico de las grandes alturas en los Andes ecuatorianos (Michener 2000b).

Xeromelissinae

La subfamilia Xeromelissinae es estrictamente neotropical; cuenta con dos tribus, Xeromelissini y Chilicolini, con alrededor de cien especies. La mayoría de las especies (aproximadamente el 80 %) pertenecen a *Chilicola*, uno de los dos géneros de Chilicolini. *Chilicola* tiene 8 subgéneros ampliamente distribuidos en el Neotrópico, uno de ellos, (*Oroediscelis*), está restringido a las grandes altitudes de los Andes tropicales (Michener 2002). La tribu Xeromelissini posee dos géneros, los cuales se encuentran principalmente al sur de Perú (*Xeromelissa*), Chile y Argentina (Michener 2000a).

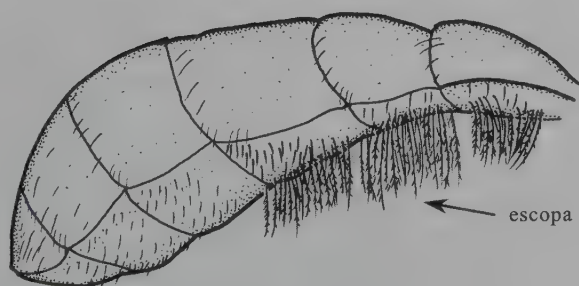


Figura 41.7

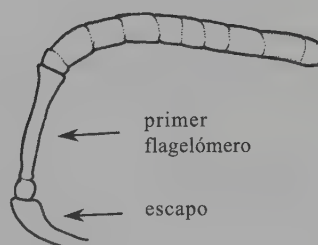


Figura 41.8

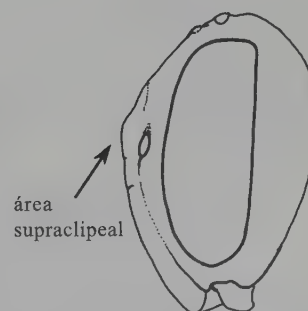


Figura 41.9



Figura 41.10

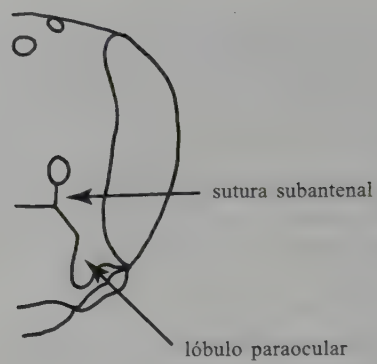


Figura 41.11

CAPÍTULO 42

Familia Andrenidae

V. H. Gonzalez

Diagnosis

Cara con dos suturas subantenas que forman un área generalmente cuadrada o rectangular. Fóvea facial presente en las hembras y muchos machos (Figuras 42.1, 42.2). Glosa puntiaguda, corta o larga; superficie no anillada más estrecha que la anillada; sedas seriadas largas, dirigidas lateroapicalmente o ausentes; sedas de los anillos puntiagudas, simples y generalmente delgadas. Surco episternal usualmente ausente debajo del nivel del surco escrobal. Figura 42.0.

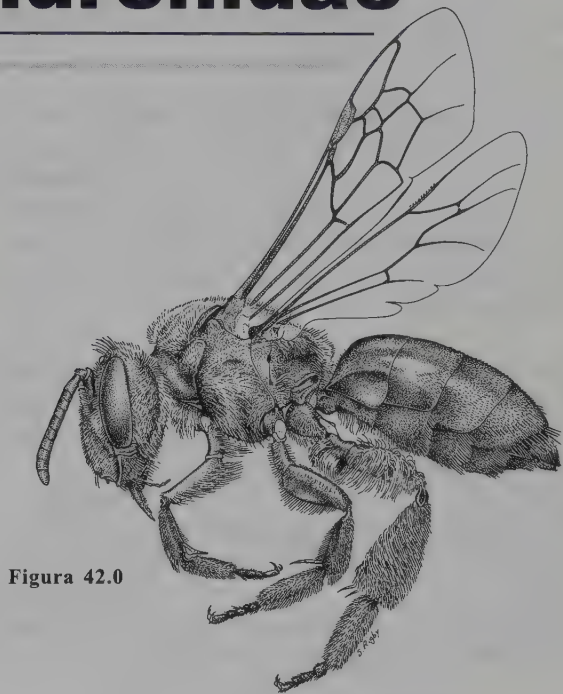


Figura 42.0

Filogenia

En la actualidad son reconocidas cuatro subfamilias: Andreninae, Alocandreninae, Oxaeinae y Panurginae. En el análisis cladístico de Alexander y Michener (1995), Andrenidae apareció como un grupo monofilético cuando Oxaeinae fue incluido dentro de este grupo. Por tal razón, Oxaeinae es actualmente considerado como un taxón de andrénidos altamente modificados, más que una familia diferente como se pensaba antes (Michener 2000a).

Varios caracteres morfológicos de adultos y larvas sugieren que Andreninae y Panurginae son grupos hermanos, aunque el primero probablemente es parafilético. A pesar de que las relaciones filogenéticas con Alocandreninae no son claras, algunos caracteres morfológicos de los adultos sugieren que esta subfamilia pudo haberse derivado del ancestro común de Andreninae y Panurginae o quizás puede ser el grupo hermano de alguna de ellas (Michener 2000a).

Cuando se estudien los nidos y los estados inmaduros de *Alocandrena*, es posible que la posición taxonómica de Alocandreninae sea mejor entendida, así como las relaciones filogenéticas de Andreninae.

Biología

Abejas principalmente solitarias aunque varias hembras pueden vivir en un mismo nido. Son oligoléticas o estrechamente poliléticas y generalmente nidifican en barrancos o en superficies planas en áreas abiertas (Roubik 1989; Gaglianone 2000; Michener 2000b; Weislo 2000). Los andrénidos neotropicales pueden ser multivoltinos, es decir, con varias generaciones al año, o univoltinos como *Calliopsis hondurasicus* Cockerell (Panurginae), el cual sólo tiene una generación cada año (Weislo 2000). Los nidos pueden ser superficiales (cerca de 8 cm de profundidad) como en *Acamptopoeum* (Rozen y Yanega 1999) o muy profundos, algunas veces alcanzando hasta más de 2 m de profundidad en *Oxaea* (Oxaeinae) (Roberts 1973).

Diversidad y distribución

Andrenidae está presente en todos los continentes excepto Australia. Esta familia tiene más de 2.300 especies en todo el mundo; unas 200 especies están presentes en el Neotrópico (Michener 2000a).

Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Andrenidae

- 1 Estigma prácticamente ausente; celda marginal mas de siete veces más larga que ancha (Figura 42.3); primer segmento flagelar del largo del escapo **Oxaeinae**
- Estigma presente; celda marginal más corta y ancha; primer flagelómero más corto que el escapo **2**
- 2(1) Ápice de la celda marginal terminando en punta o estrechamente redondeado sobre o cerca del margen alar **Andreninae**
- Ápice de la celda marginal truncado (Figura 42.4), algunas veces oblicuamente trunco, de tal forma que el ápice parece puntiagudo pero éste está bien separado del margen alar (Figura 42.5) **3**
- 3(2) Fóvea facial de ambos sexos presente en una depresión profunda cubierta de sedas **Alocandreninae**
- Fóvea facial brillante y carente de sedas, frecuentemente ausente en machos; Panurginae **4**
- 4(3) Celda marginal muy corta, generalmente la mitad de la distancia desde su ápice al margen alar (Figura 42.4) **Tribu Perditini**
- Celda marginal larga, ligeramente mas corta o más larga que la distancia desde su ápice al margen alar **5**
- 5(4) Vena basal fuertemente curva como en la figura 42.5. **Tribu Protomeliturgini**
- Vena basal recta o suavemente curva, pero no como arriba **6**
- 6(5) Fosa tentorial anterior sobre la sutura subantenal externa (Figura 42.2) **Tribu Calliopsini**
- Fosa tentorial anterior ubicada en la unión (o más abajo) entre la sutura subantenal externa y la sutura epistomal (Figura 42.1) **Tribu Protandrenini**

Alocandreninae

Alocandreninae está representada por un solo género monotípico (*Alocandrena*) restringido a la vertiente occidental de

los Andes peruanos. *Alocandrena porteri* Michener se encuentra en altitudes medias y parece estar presente durante casi todo el año; se ha colectado recogiendo polen de tomates silvestres (Rozen y Ugarte-Peña 1999).

Aspectos detallados de la biología (por ejemplo nidificación) podrían ser críticos para entender la evolución de Andrenidae.

Oxaeinae

Restringidas al Hemisferio Occidental con alrededor de 20 especies agrupadas en dos géneros: *Oxaea* y *Protoxaea*; la mayoría de las especies son neotropicales, unas pocas están presentes en Norteamérica.

Andreninae

Principalmente de distribución holártica; seis géneros y alrededor de 1.200 especies en todo el mundo. El género más numeroso y ampliamente distribuido es *Andrena*, al cual pertenecen casi todas las especies de la subfamilia.

Sólo unas pocas especies se encuentran en las tierras bajas centroamericanas, la mayoría están en las montañas y pertenecen a grupos de especies de origen neártico.

Panurginae

De distribución mundial. Muy abundante y diversa en los desiertos de Norteamérica y Sudamérica pero escasamente representadas en los trópicos húmedos. Hay alrededor de 1.200 especies conocidas, agrupadas en 7 tribus y 28 géneros. *Nolanomelissini* es una tribu que contiene un solo género chileno monotípico (*Nolanomelissa*) con características morfológicas inusuales que la sitúan como el grupo hermano de los otros panurginos (Rozen 2003). Cuatro tribus y una tercera parte de los géneros conocidos están presentes en nuestra área.

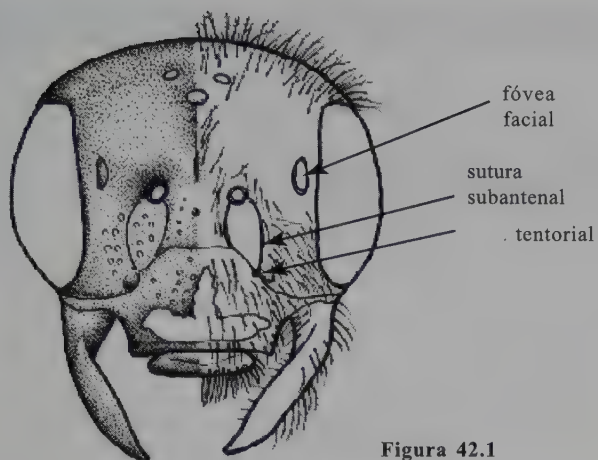


Figura 42.1

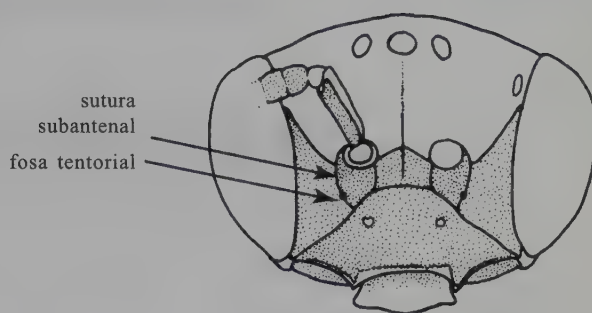


Figura 42.2

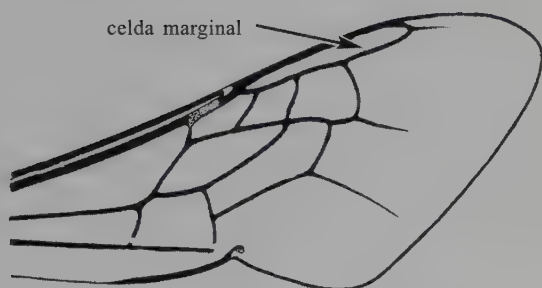


Figura 42.3

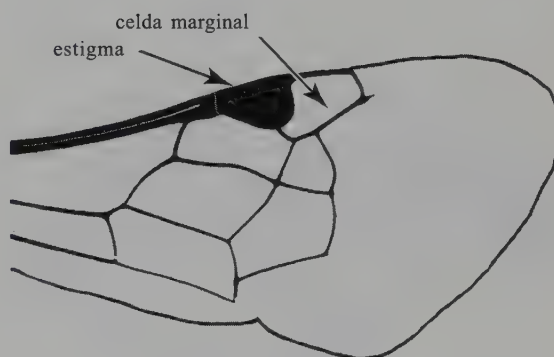


Figura 42.4



Figura 42.5

CAPÍTULO 43

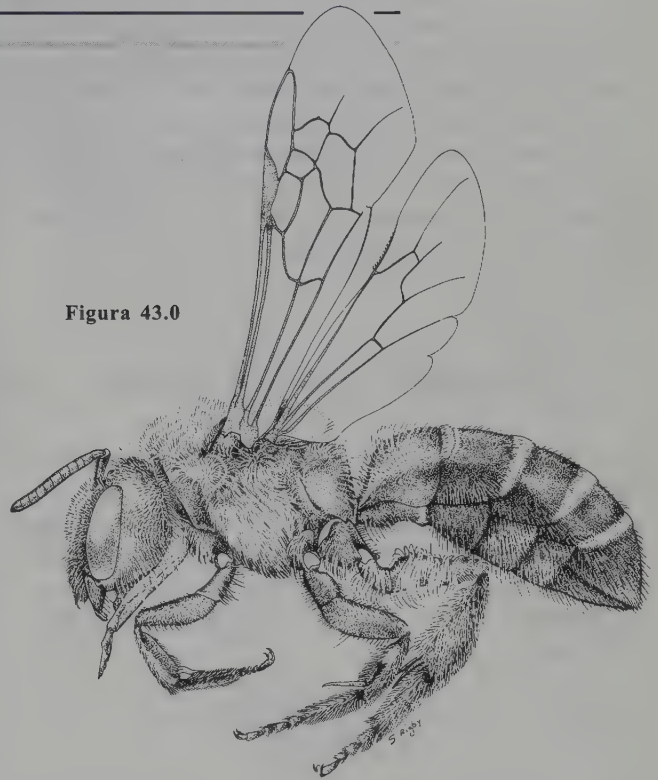
Familia Halictidae

V. H. Gonzalez

Diagnosis

Glosa puntiaguda, corta a más bien larga y carente de flabelo. Palpos labiales de segmentos similares, aunque el primero algunas veces se presenta alargado. Mentón membranoso. Lacinia en forma de un lóbulo pequeño sobre la base de la probóscide, bien separada del resto de la maxila. Una sutura subantenal, aunque en la subfamilia Rophitinae puede haber una línea débil extra, debajo de los alvéolos antenales, que delimita un área lisa y que da la apariencia de otra sutura subantenal. Fóvea facial ausente. (Figuras 43.0-43.1).

Figura 43.0



Filogenia

Halictidae es un grupo monofilético. Las relaciones de las cuatro subfamilias que la componen (Halictinae, Nomiinae, Nomioidinae y Rophitinae) todavía necesitan ser estudiadas. Por ejemplo, las posiciones de Nomiinae y Nomioidinae cambiaron frecuentemente en los análisis cladísticos de Michener y Alexander (1995) y la subfamilia Rophitinae apareció como un grupo parafilético (por ejemplo el género del viejo mundo *Nomioides* resultó incluido entre los géneros de Rophitinae) del cual Nomiinae y Halictinae se derivaron. Por esta razón, Michener (2000a) reconoció *Nomioides* y los géneros relacionados (*Cellariella* y *Ceylalictus*) en una subfamilia diferente (Nomioidinae). De esta forma, la monofilia de Rophitinae es fácilmente demostrada por varios caracteres morfológicos de larvas y adultos.

Biología

Dentro de todos los insectos conocidos, los halictidos son los únicos que presentan una gran diversidad en la expresión del comportamiento social, variando desde formas completamente solitarias hasta completamente eusociales entre y dentro de poblaciones de la misma especie y entre especies (Michener 1990b). Por esta razón, el nivel social de una especie es difícil de definir cuando hay muy poca información sobre su biología (por ejemplo, pocos nidos estudiados o datos de una sola población), pues una especie puede ser solitaria o social dependiendo de condiciones ambientales como estación, disponibilidad de alimento o incluso variar con la altitud y la latitud (Weislo 1997). Esta característica de su biología ha hecho que los halictidos se conviertan en el principal organismo modelo para entender la evolución

del comportamiento social en abejas y cómo algunas variables (por ejemplo parásitos, edad, tamaño, etc.) influyen en la expresión del comportamiento social. Todos los halictidos hacen nidos en el suelo, aunque varias especies se han adaptado a vivir en madera e incluso en los depósitos de sedimentos que se forman entre las hojas de bromelias (Zillikens *et al.* 2001). Comportamiento nocturno, así como cleptoparasitismo, se ha originado independientemente varias veces en la familia Halictidae como en el caso de los géneros *Megalocta* (Augochlorini) y *Sphecodes* (Halictini). Los hospederos de algunos géneros cleptoparásitos (por ejemplo *Temnosoma*, Augochlorini) todavía están por confirmar y la biología (por ejemplo nidos, inmaduros) de muchos géneros por conocer. La gran mayoría de las especies son poliléticas, es decir, visitan una gran variedad de plantas por néctar y polen (Engel 2000b).

Diversidad y distribución

Halictidae es de distribución mundial y contiene más de 3.500 especies agrupadas en cerca de 75 géneros. Tres de las cuatro subfamilias tienen representantes en el Neotrópico; Nomioidinae es una subfamilia relativamente pequeña y restringida al Viejo Mundo. Como se indica abajo, casi todas las especies neotropicales (~750 especies) pertenecen a la subfamilia Halictinae.

Rophitinae

Es un grupo principalmente de origen holártico, de unas 200 especies, el cual está representado en nuestra área por un par de especies de los géneros *Ceblurgus* y *Penapis* (Michener 2000a).

Nomiinae

Es diversa y ampliamente distribuida en las regiones Palearctica y Austral del Viejo Mundo, donde existen alrededor de 500 especies y 11 géneros. Una sola especie del género *Nomia* alcanza las áreas tropicales de México.

Halictinae

Es la subfamilia más grande, diversa y ampliamente distribuida de Halictidae. Se encuentra en todo el mundo, con más de 2.600 especies, 30% de las cuales están presentes en la Región Neotropical.

Esta subfamilia está dividida en dos tribus: Halictini y Augochlorini. La primera tribu es abundante, numerosa y ampliamente distribuida en todo el mundo, con alrededor de 2.200 especies y más de 20 géneros; aproximadamente unas 500 especies y 11 géneros están presentes en el Neotrópico.

Halictus, *Lasioglossum* y *Sphecodes* son los géneros más diversos de la tribu. A diferencia de Halictini, Augochlorini es propia del Hemisferio Occidental. Augochlorini tiene algo más de 25 géneros y 500 especies. *Augochloropsis*, *Augochlora* y *Neocorynura* son los géneros con mayor número de especies conocidas (Engel 2000b).

Aunque en las tierras bajas tropicales los halictidos son superados en diversidad y abundancia por las abejas sociales sin aguijón (Apidae, Meliponinae), en las zonas de alta montaña tropical, sin embargo, es probable que los halictidos, especialmente géneros como *Caenohalictus* (Halictini) y *Neocorynura* puedan sobrepasar a cualquier otro grupo de abejas en número de especies (Gonzalez y Engel, en prensa); no obstante, la taxonomía de los halictidos andinos ha sido pobremente estudiada.

Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Halictidae

- | | |
|---|--|
| <p>1 Antenas generalmente ubicadas muy abajo de la mitad inferior de la longitud de los ojos compuestos; alvéolos antenales muy cerca (casi del diámetro alveolar) del margen superior del clípeo (Figura 43.2) Rophitinae</p> <p>- Antenas generalmente cerca de la mitad de los ojos; alvéolos antenales separados del margen superior del clípeo por más de un diámetro alveolar 2</p> <p>2(1) Surco episternal, debajo del surco escrobal, ausente o</p> | <p>marcado por una simple depresión Nomiinae</p> <p>- Surco episternal presente y bien marcado; Halictinae 3</p> <p>3(2) Margen apical del tergo cinco de la hembra dividido por una hendidura o ranura (Figura 43.3); tergo siete del macho sin placa pigidal Tribu Augochlorini</p> <p>- Margen apical del tergo cinco de la hembra no dividida; tergo siete del macho con placa pigidal Tribu Halictini</p> |
|---|--|



Figura 43.1

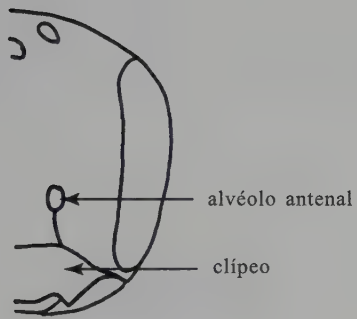


Figura 43.2

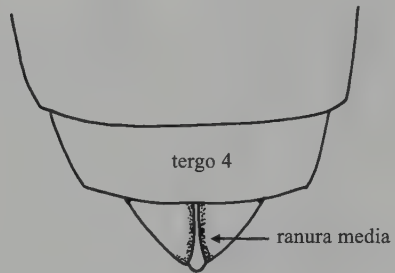
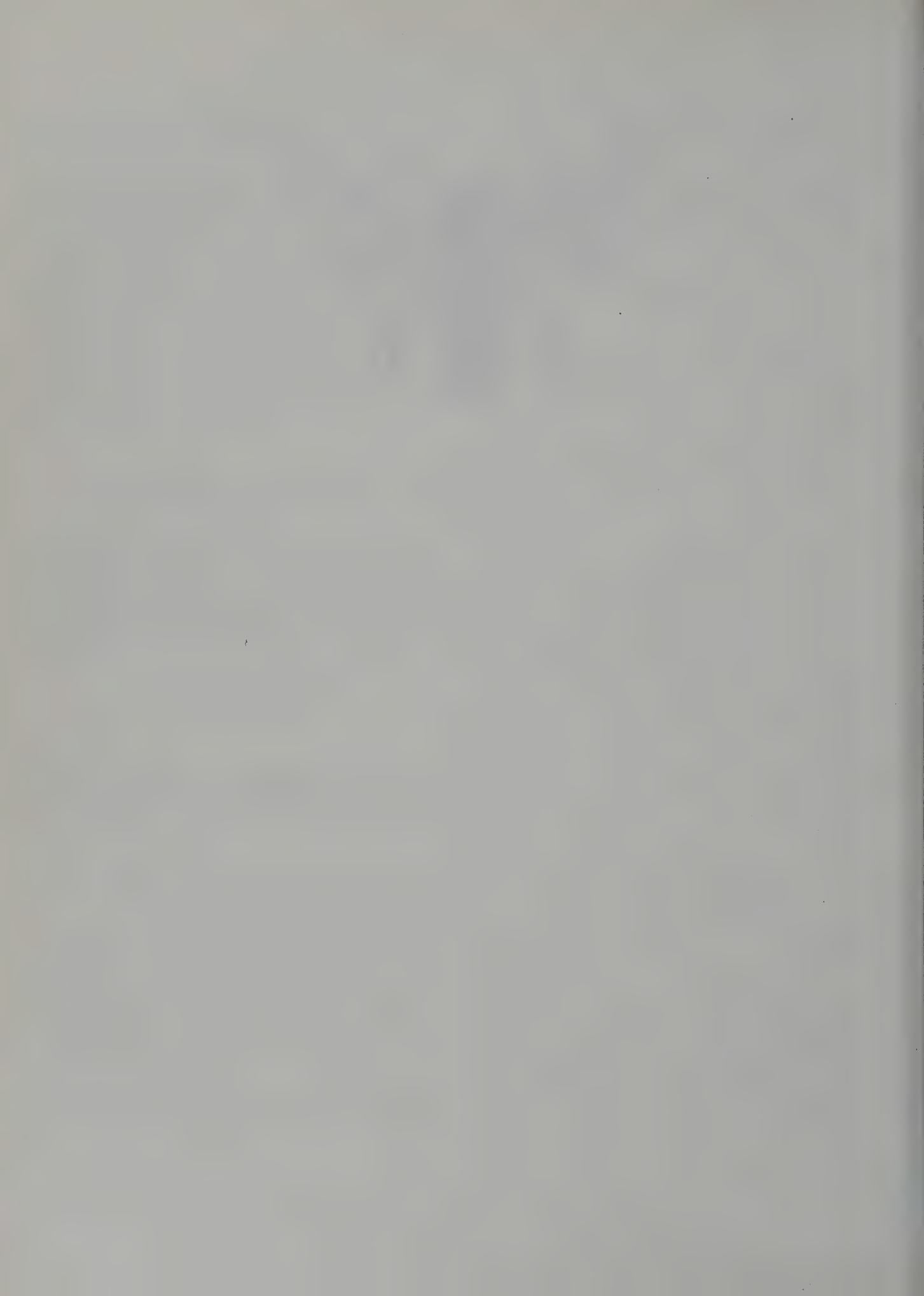


Figura 43.3



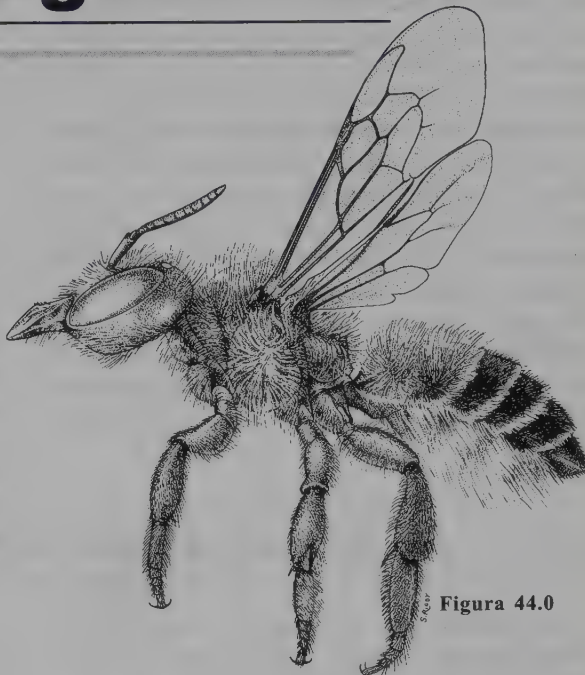
CAPÍTULO 44

Familia Megachilidae

V. H. Gonzalez

Diagnosis

Glosa larga y con flabelo. Una sutura debajo de cada alvéolo antenal. Labro más largo que ancho (Figura 38.8A, Capítulo 38). Surco episternal completamente ausente, excepto en la tribu Fideliini. Dos celdas submarginales; tres celdas en Fideliini; placa basitibial generalmente ausente. Escopa metasomal presente, excepto en las formas parásitas (Figuras 44.0, 44.1).



Filogenia

Megachilidae es el grupo hermano de Apidae. Ambas familias son comúnmente conocidas como abejas de lengua larga, probablemente derivadas de abejas melíttidas (Melittidae) de lengua corta. Según la propuesta de Michener (2000a), Megachilidae está compuesta por dos subfamilias: Megachilinae y Fideliinae. La primera subfamilia es un grupo monofilético, bien definido por varias sinapomorfias tales como el labro de forma más o menos rectangular, el cual forma una articulación amplia con el clipeo y la presencia de una escopa metasomal en las formas de vida libre. Por el contrario, Fideliinae es probablemente un grupo parafilético respecto a Megachilinae (Roig-Alsina y Michener 1993). La tribu Fideliini es un grupo arcaico respecto a Megachilinae y otras abejas de lengua larga no sólo por las características plesiomórficas de su morfología, sino también por su biología y distribución (Engel 2002). La tribu Lithurgini es probablemente el grupo más basal de Megachilinae, a pesar de que algunos caracteres de las larvas y de su biología son sólo compartidos con la tribu Fideliini. Las relaciones entre las tribus de Megachilinae todavía están por resolver.

Biología

Las abejas solitarias de la familia Megachilidae, especialmente abejas de la tribu Megachilini, algunas veces son llamadas abejas cortadoras de hojas porque muchas especies usan pedazos de hojas para construir sus nidos y dejan en las hojas marcas parecidas a las de las hormigas arrieras (Formicidae, *Atta*). Sin embargo, muchas otras especies también utilizan materiales como trozos de pétalos de flores, tricomas y resinas de las plantas, algunas veces mezclados con barro, para la construcción de los nidos. La mayoría de las especies usan cavidades preexistentes en diversos sustratos como troncos, tallos, ramas, rocas, paredes e incluso conchas abandonadas de caracoles. En la tribu Fideliini, sin embargo, las hembras excavan sus nidos en el suelo usando unas sedas largas que tienen sobre la tibia y el basitarso posterior para empujar la tierra hacia atrás o hacia los lados. Tales sedas fueron alguna vez consideradas como una escopa para cargar polen y por lo tanto estas abejas fueron incluidas inicialmente como un grupo de la familia antigua «Anthophoridae». No obstante, estas sedas no son usadas para cargar polen como en las otras abejas con escopas

tibiales, sino en la excavación de los nidos como fue demostrado por Rozen (1973). Hay varios géneros cleptoparásitos que generalmente parasitan a otros megachilinos (por ejemplo *Coelioxys*, Megachilinae; Figura 44.1) y raramente a otras abejas, como en el caso de *Hoplostelis s. str.* (Anthidiini), el cual ataca a las abejas de las orquídeas del género *Euglossa* (Bennett 1966). Quizás esa gran diversidad en la biología y estilos de vida podría explicar por qué los megachílidos son tan variables morfológicamente y algunas veces presentan estructuras tan aberrantes y bizarras que no se encuentran en otras abejas, especialmente en el género *Megachile*. Por ejemplo, machos de algunas especies han desarrollado tarsos supremamente agrandados y espinas en las coxas de las patas anteriores que usan para sostener a la hembra durante la cópula (Wittmann y Blochtein 1995). Modificaciones similares ocurren en la forma de las mandíbulas, antenas y otras partes de la cabeza. Los taxónomos frecuentemente han usado estas estructuras altamente modificadas en la definición de categorías supraespecíficas (género y subgénero) aunque no siempre hay concordancia entre grupos.

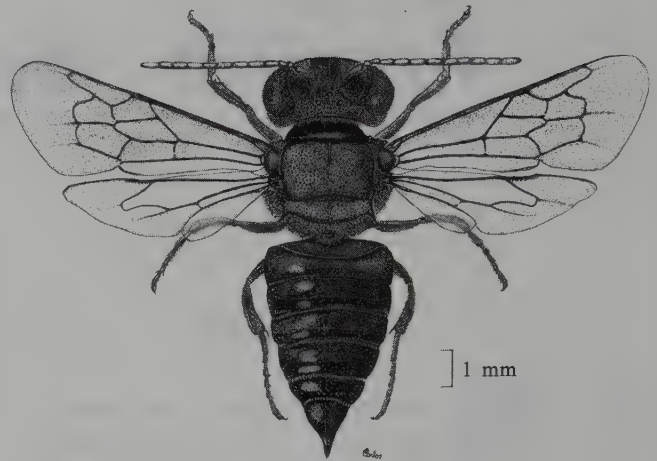


Figura 44.1

Importancia económica y especies introducidas

Después de las abejas del apicultor (*Apis mellifera*), los abejorros de páramo (*Bombus*, Apidae, Bombini) y los meliponinos (Apidae, Meliponini) en los trópicos, algunas especies de megachílidos son importantes polinizadores de plantas cultivadas en las zonas templadas. Por ejemplo, *Megachile rotundata* (Megachilini) y varias especies de *Osmia* (Osmiini) son usadas eficientemente como polinizadores de muchos cultivos, entre los cuales se pueden incluir alfalfa y almendras (Bosh y Kemp 2002) en los Estados Unidos. *Megachile rotundata* es originaria de Europa y fue introducida a Norteamérica en la década de los 1930; desde entonces, se ha convertido en la especie número uno en la polinización de alfalfa. En Norteamérica esta es una industria rentable y la infraestructura para su producción masiva — así como el mantenimiento de las abejas — ha alcanzado un grado tan alto de tecnificación que es posible comprar, incluso por Internet, cientos de pupas y nidos de estas especies, listas para ser ubicadas en los cultivos próximos a florecer. También es posible conseguir nidos de obser-

vación con fines educativos. *Megachile rotundata* ha sido introducida recientemente en Argentina para la polinización de la alfalfa (Michener 2000a). Existen otras especies introducidas en Norteamérica pero que hasta ahora no han sido usadas para ningún propósito. Una vez introducidas, tales especies se han dispersado rápidamente en Norteamérica y aunque el impacto sobre los polinizadores naturales todavía es desconocido, es probable que compitan por recursos y sitios de nidificación con especies nativas. Por ejemplo, *Megachile (Callomegachile) sculpturalis*, conocida como la abeja gigante de las resinas porque usa este material para construir sus nidos en agujeros en la madera, es proveniente del oriente asiático. Esta especie fue registrada por primera vez en Carolina del Norte, en 1997; en menos de un año había invadido otros cinco estados y posiblemente ahora, 7 años después, se encuentre en la mayor parte de la costa oriental de los Estados Unidos. Hasta donde conocemos, no existen registros de especies de Megachilidae introducidas en la Región Neotropical.

Clave para las tribus neotropicales de Megachilinae

- 1 Placa pigidial presente en ambos sexos, en la hembra puede estar presente como una espina **Tribu Lithurgini**
- Placa pigidial ausente **2**
- 2(1) Cuerpo con integumento frecuentemente con áreas amarillas, blancas o rojas; estigma casi cuadrado, menos de dos veces la longitud de su ancho máximo **Tribu Anthidiini**
- Cuerpo frecuentemente con integumento sin áreas coloreadas; estigma alargado, con longitud más de dos veces el ancho **3**
- 3(2) Arolia ausente, al menos en las patas posteriores, frecuentemente en todas las patas; cuerpo no metálico **Tribu Megachilini**
- Arolia presente (por ejemplo Figura 45.15, Capítulo 45); cuerpo algunas veces verde, azul o gris metálico **Tribu Osmiini**

Diversidad y distribución

Megachilidae está distribuida por todo el mundo. Hay más de 3.500 especies conocidas, las cuales se agrupan en más de 70 géneros y siete tribus. La subfamilia más diversa y ampliamente distribuida es Megachilinae, que contiene casi todas las especies. Fideliinae, la otra subfamilia, es pequeña en número de especies, con tan sólo unas 20 especies, cuya distribución es disjunta, pues está presente en las áreas desérticas de Asia, África y Sudamérica templada. En Sudamérica, las dos únicas especies del género *Neofidelia* se encuentran en el centro de Chile (Michener 2000a).

en las zonas templadas.

Anthidiini

Es muy numerosa y diversa en todos los continentes. Existen alrededor de 700 especies conocidas y 37 géneros en todo el mundo; unas 200 especies y 12 géneros están en el Neotrópico.

Megachilinae

Es un grupo altamente diverso y numeroso. Aunque la fauna neotropical está pobremente estudiada y su número real puede ser mayor, al menos unas 500 especies (~20%) se encuentran en el Neotrópico (Michener 2000a). Actualmente se reconocen cinco tribus en esta subfamilia: Lithurgini, Anthidiini, Dioxyini, Osmiini y Megachilini, de las cuales cuatro están en el Neotrópico.

Megachilini

Es la tribu más numerosa y diversa de Megachilidae, pues cuenta con más de 1.300 especies en todo el mundo. Existen solamente tres géneros, dos de ellos parásitos de otras megachilinos y algunas veces ápidos. El género más grande y diverso, biológica y taxonómicamente, es *Megachile*, abarcando casi el 80 % de las especies de esta tribu. Unas 450 especies de Megachilini están presentes en la Región Neotropical.

Lithurgini

Tribu cosmopolita con más de 50 especies, muy rara en los trópicos húmedos americanos. Probablemente no más de 10 especies de los tres únicos géneros de la tribu (*Lithurgus*, *Microthurge* y *Trichothurgus*) están en el Neotrópico, pues la mayoría de las especies del Hemisferio Occidental habitan

Osmiini

Se encuentra en todos los continentes, excepto Sudamérica y Australia. Hay algo más de 1.000 especies y unos 20 géneros. Sólo unas pocas especies (~15 especies) pertenecientes a los géneros *Heriades* y *Osmia*, se encuentran desde México tropical hasta Panamá.

CAPÍTULO 45

Familia Apidae

G. Nates-Parra

Diagnosis

Apidae (Figura 45.1) es una de las más diversas familias de abejas y contiene más tribus que cualquier otra familia, por lo cual no es fácil encontrar características comunes a todas las tribus; el grupo, que tradicionalmente abarcaba solamente las abejas corbiculadas, actualmente está conformado por muchas tribus que difieren ampliamente no solo en morfología, sino en hábitos de vida. Son abejas de lengua larga y tienen algunas características que comparten por lo menos con las tribus más primitivas: labro con ángulos basolaterales poco desarrollados, articulación con el clípeo más delgada que ancha; labro generalmente más ancho que largo, excepto en formas parásitas (cuando la escopa está ausente) cuyo labro es alargado; alas anteriores con dos o tres celdas submarginales, rara vez sólo una; cuando hay escopa, está en las



Figura 45.1

patas posteriores, especialmente en la tibia y generalmente ausente en los esternos metasomales. Cuatro de sus tribus presentan hembras con corbículas en las tibias posteriores; las hembras poseen cuatro o más ovaríolos en sus ovarios (Michener 2000a).

Filogenia

La familia Apidae y su grupo hermano, Megachilidae, son las más recientes en la historia evolutiva de las abejas; las relaciones filogenéticas entre las tres subfamilias que la componen, todavía no están bien entendidas. Roig-Alsina y Michener (1993) proponen dos hipótesis: en la primera, Nomadinae es el grupo hermano de Xylocopinae + Apinae; en la segunda, Xylocopinae aparece como el grupo basal con Nomadinae y Apinae surgiendo posteriormente. Según Silveira *et al.* (2002) la segunda opción es la más probable, dado que si se acepta la primera hipótesis se tendría que aceptar también que las abejas de la subfamilia Nomadinae

ya parasitaban los nidos de otras Apidae antes de la divergencia de las líneas que componen Apinae y Xylocopinae. Pero como no se conocen nomadinos que parasiten nidos de especies de Xylocopinae, esto quizás sea una evidencia de que Nomadinae se haya originado después de Xylocopinae.

Xylocopinae es indudablemente un grupo holofilético a pesar del aspecto tan diferente de tribus como Ceratinini (pequeñas, delgadas) y Xylocopini (grandes y robustas). Por su parte Nomadinae, una subfamilia de abejas clepto-parásitas, no tiene ninguna relación con algún grupo particular de abejas no parásitas y parece ser monofilética, demostrando un origen simple del comportamiento parásito (Roig-Alsina y Michener 1993).

Biología

De la misma manera que posee diversidad de formas, la familia Apidae presenta gran variedad de hábitos de vida y comportamientos. La familia contiene especies tanto solitarias como altamente sociales, pasando por formas primitivamente sociales; además contiene tribus completamente clepto-parásitas (Tabla 45.1). Apidae se puede dividir en dos grupos grandes e informales: *Apidae corbiculados* al cual pertenecen las tribus Euglossini, Bombini, Meliponini y Apini, y *Apidae no corbiculados* que agrupa el resto de las tribus de la familia.

El grupo de las abejas corbiculadas reúne aquellas especies que son sociales y es aquí donde se encuentran las especies que exhiben los más altos niveles de sociabilidad (Apini y Meliponini). Generalmente poseen una reina con varios cientos o miles de obreras y algunos machos. Los grupos altamente sociales hacen nidos que pueden ser cubiertos, expuestos o semiexpuestos, ubicados en el piso (subterráneos) o en cualquier cavidad, ya sea artificial o natural que encuentren disponible (árboles huecos, recipientes o construcciones humanas). La entrada puede ser un tubo de cera mezclado con otros materiales, de tamaño y forma variados, con o sin laberintos, o un simple orificio por el cual cabe solamente una abeja; en las abejas del género *Apis* que nidifican en cavidades, la entrada no tiene ninguna estructura ni forma especial: simplemente es un agujero que comunica directamente al interior del nido. La zona de cría esta organizada en panales, ya sea verticales (*Apis*) u horizontales; generalmente está rodeada por los depósitos de alimento, que pueden ser celdas de la misma naturaleza que las celdas de cría (*Apis*) o potes más grandes que las celdas, hechos de cerumen. Las abejas que pertenecen a las tribus Euglossini y Bombini exhiben un comportamiento social más primitivo, y en el caso de Euglossini algunos de sus miembros son solitarios o parásitos.

En cuanto a las abejas no corbiculadas, se distribuyen en varias tribus y pertenecen a las tres subfamilias. Son abejas solitarias que nidifican en agujeros hechos en troncos, pisos, muros y cuyos nidos pueden ser tan simples como una sola celda o un túnel que comunica con diversas galerías laterales donde se encuentran una o varias celdas de cría. La entrada puede ser un orificio, ya sea con túmulo, o sin él.

Las abejas de este gran grupo aprovisionan sus celdas en forma masiva—cuando depositan la totalidad del alimento larval dentro de la celda antes de que la reina o hembra fundadora oviposite (por ejemplo, especies de Meliponini, abejas solitarias)— o en forma progresiva—caso en el que la reina primero deposita el huevo y posteriormente, cuando la larva eclosiona, se inicia la alimentación diferencial y progresiva (por ejemplo, *Apis mellifera*, *Bombus*)—. El ciclo de vida también es bastante variado en las diferentes especies que conforman la familia.

Comentarios

A partir del trabajo de Roig Alsina y Michener (1993), la familia Apidae quedó convertida en una familia muy grande y extremadamente diversa; las especies de abejas que antes pertenecían a la familia Anthophoridae (Michener 1979) se consideran ahora como parte de la familia Apidae. Así, ésta queda constituida por tres subfamilias: Apinae (incluye Anthophorinae) que reúne abejas solitarias y eusociales, Nomadinae y Xylocopinae que conservan su mismo nivel anterior; igualmente en ésta familia se pueden encontrar especies tanto parásitas, en nidos de otras abejas, hasta parásitos sociales y formas cuasi-sociales o comunales. Nidifican en cavidades, en forma expuesta y aún en forma semiexpuesta; sus nidos suelen encontrarse en el suelo, troncos de madera y paredes. En la familia Apidae se encuentran las abejas de mayor tamaño pertenecientes a *Xylocopa* (nidifican en madera) y *Ptilotopus* (subgénero de *Centris*); también se encuentran abejas verdaderamente sociales (eusociales) que suelen reunirse en un grupo informal (corbiculadas) con sociedades constituidas por una reina, miles de obreras y unos cuantos machos. Silveira *et al.* (2002) agrupan las abejas corbiculadas en la tribu Apini y les asignan el estado de subtribus: Apina (con el Género *Apis*), Meliponina (abejas sin aguijón), Bombina (abejorros del páramo, primitivamente sociales, género *Bombus*) y Euglossina (abejas de las orquídeas, cuasisociales, comunales, géneros *Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*, *Aglae* y *Exaerete*: estos dos últimos son parásitos de otras abejas).

Morfología

Gran variedad de formas: desde pequeñas, delgadas, cuerpo brillante, metálico, glabras (semejantes a avispa) hasta grandes, robustas, peludas, opacas (Figura 45.1). Nomadiformes, epeoliformes, trigoniformes, apiformes, euceriformes, antho-foriformes y bombiformes, son algunos de los términos que Michener (2000a) usa para dar una idea de la forma del cuerpo y pilosidad de los diferentes grupos. Como en todas las abejas el cuerpo se divide en tres tagmas: cabeza (prosome), tórax (mesosoma) y abdomen (metasoma). Generalmente hay dimorfismo sexual, algunas veces muy evidente en aspectos como tamaño de ojos y longitud de antenas (machos de *Apis mellifera*, *Xylocopa*, *Thygather*) y otras veces no tan evidentes (machos de Meliponini).

Diversidad y distribución

Como se dijo anteriormente, Apidae es una familia muy diversa, constituida por tres subfamilias, 33 tribus (Michener

2000a) y más de 3.700 especies. Las tres subfamilias que la componen tienen representantes en el Neotrópico con 19 tribus, más de 90 géneros y 1.570 especies aproximadamente (Tabla 45.1). A pesar de que la tribu Apini no es propia del Neotrópico, el hombre la ha dispersado tanto que ya hace parte de la fauna común de abejas en distintas regiones del mundo. En los países neotropicales fue introducida con la colonización, y en regiones donde antes no existía hoy en día está muy bien adaptada. *Apis mellifera* es pues, una especie introducida hace más de 600 años y adaptada completamente a las condiciones neotropicales.

Por ser una familia tan diversa, igualmente su distribución es muy amplia. De las 19 tribus que existen en el Neotrópico, tan sólo tres son exclusivamente neotropicales (Caenoprosopidini, Tetrapediini, Rathymini); Euglossini se encuentra además en forma marginal en las Antillas, y Protepeolini en la Región Neártica. Isepeolini solamente se encuentra en las regiones Neotropical y Araucana. Xylocopini, Ceratinini, Eucerini, Anthophorini, Melectini, son las tribus más ampliamente distribuidas y están ausentes solamente en dos de las 10 regiones establecidas a nivel mundial (ver Michener 2000a, Tabla 26-1). Sin embargo, es importante notar que actualmente hay muchas especies de abejas que han colonizado áreas que no son las de su origen debido principalmente a introducciones hechas por el hombre para ser utilizadas como fuentes de alimento o en labores de polinización. Es así, por ejemplo, para especies del género *Apis*, cuyo origen está determinado en las regiones Oriental, Malgache, Africana y Paleártica (Michener 2000a) y actualmente se encuentra en casi la totalidad del mundo, o con las especies de *Bombus* que han sido introducidas a Nueva Zelanda, Japón y Chile para polinización de tomates (Ruz 2002).

Importancia económica

Esta es la única familia en la que su importancia económica se deriva de dos actividades principales: recolección de recursos y polinización. En el primer caso, la miel, el polen, la cera y la jalea real, producidas o almacenadas por *Apis mellifera* o por las abejas sin aguijón (Meliponini), son recursos alimenticios que generan renta para muchos criadores y productores. En el caso de polinización, éste es un servicio que prestan todas las abejas, solitarias o sociales, domesticadas o silvestres y redundan en el mantenimiento de la diversidad vegetal y en la producción de frutos y semillas para el aprovechamiento humano.

De un modo general, las abejas se alimentan casi que exclusivamente de polen y néctar y necesitan visitar grandes cantidades de flores diariamente para satisfacer sus requerimientos individuales, de la cría y/o de la colonia. Este trabajo

incansable de visita a las flores hace de las abejas los principales agentes polinizadores de las plantas. La especie de abeja más utilizada en polinización es *Apis mellifera* debido a sus hábitos de forrajeo generalistas, pero no es la única. Por su producción de miel, esta especie, de origen africano y sureuropeo, fue domesticada e introducida en casi todo el mundo. Algunos autores han mostrado que en muchas ocasiones *A. mellifera* es un visitante ávido, pero un pobre polinizador, especialmente cuando se compara con abejas silvestres (Raw 1979; Tepedino 1981; Westerkamp 1991; Freitas 1998).

Por otro lado, *A. mellifera* es un polinizador costoso: el mantenimiento de las colonias (incluyendo los caros tratamientos para mantenerlas libres de enfermedades), y su transporte a los sitios donde se requieren los servicios de polinización, sube los costos del mantenimiento y producción de un cultivo. Una de las primeras reacciones de los agricultores cuando tienen problemas de polinización es incrementar el número de colmenas (*A. mellifera*) por área; esto conduce a una saturación del cultivo con un gran número de abejas, más de las que el cultivo puede sostener, ocasionando colmenas hambrientas (Westerkamp y Gottsberger 2002). Otras veces, los cultivos no suplen completamente los requerimientos nutritivos de las abejas, y es necesario adicionar suplementos a las colonias, para evitar que las abejas vayan a explorar otros recursos (Westerkamp y Gottsberger 2002).

Las abejas silvestres también cumplen con la función polinizadora y en muchos casos con mayor eficiencia visitando flores que son inaccesibles para *Apis* y a un menor costo; tanto es así que, en algunos casos, ya se tiene una tecnología establecida para la cría y uso de abejas silvestres en polinización de cultivos: entre la familia Apidae se destacan los géneros *Bombus* (tomate-*Lycopersicum sculentum*, lulo-*Solanum quitoense*, girasol-*Helianthus annuus*, feijoa-*Feijoa sellowiana*: Freitas 1998), *Xylocopa* (Pasifloraceae como maracuyá, badea, granadilla), *Nannotrigona* (fresa en invernaderos).

Muchas otras especies, a pesar de no tener métodos de cría establecidos, son importantes polinizadores de la flora tropical: la vainilla polinizada por abejas euglosinas, como *Eulaema polychroma*, *E. speciosa*, *E. cingulata* y *E. nigrata* (Dressler 1982a); *Peponapis pruinosa* y *Xenoglossa* (Eucerini) son abejas especializadas en la polinización de cucurbitáceas: *Cucumis melo*, *C. sativus* *C. anguria* (melón) producen néctar y polen muy atractivos para muchas especies de abejas. Ante la diversidad de flores es apenas obvio que exista también una gran diversidad de polinizadores. Muchas flores en la naturaleza son melitófilas, es decir adaptadas a polinización por abejas, pero abeja no es sinónimo de *Apis mellifera*. La selección del polinizador adecuado depende de los requerimientos particulares de las especies vegetales a ser polinizadas.

Clave para las subfamilias neotropicales de Apidae

Tomado de Silveira *et al.* 2002

1 Escudelo proyectado posteriormente sobre el metanoto (Figuras 45.2, 45.3), cuando parte del metanoto está expuesto, entonces abejas con venación alar reducida y celdas submarginales débilmente señaladas; placa basitibial y pigidial siempre ausentes. Hembra: aparato para transporte de polen, cuando presente, transformado en corbícula en la superficie externa de la tibia posterior (Figura 45.4); margen apical interno de la tibia posterior de especies no parásitas (excepto reinas de las especies eusociales) con rastelo (hilera de cerdas gruesas, Figura 45.5)

Apinae

- Escudelo casi siempre normal y no proyectado sobre el metanoto, si está cubriendo el metanoto entonces escudelo bilobulado posteriormente (Figura 45.6) y abejas con pelos de brillo metálico cubriendo el metasoma o paraglosa tan larga como los dos primeros palpómeros del palpo labial juntos; celdas submarginales siempre delimitadas por venas fuertes y evidentes; placa basitibial y pigidial presentes o no. Hembra: corbícula ausente; escopa presente o ausente; margen apical interna de la tibia posterior con o sin pelos, sin hilera de cerdas gruesas 2

2(1) Estigma nunca presente; basitarso medio y posterior generalmente mayores que las respectivas tibias; clípeo prácticamente plano, las áreas laterales inferiores no curvas hacia atrás **Xylocopinae** (en parte)

- Estigma normalmente presente, a veces pequeño; basitarso medio y posterior normalmente menores que las respectivas tibias; clípeo normalmente convexo, con las áreas laterales inferiores curvas hacia atrás 3

3(2) Placa pigidial ausente, a veces representada por espina en la fimbria pigidial de la hembra; escopa presente; partes laterales de la porción superior del clípeo subparalelas; clípeo plano o débilmente convexo

Xylocopinae (en parte)

- Placa pigidial presente en las hembras y en la mayoría de los machos, cuando está ausente en las hembras, entonces la escopa también está ausente; partes laterales de la porción superior del clípeo, normalmente convergentes o curvas; clípeo usualmente protuberante, sus áreas laterales dobladas hacia atrás 4

4(3) Labro más largo que ancho o, raramente, casi tan largo como ancho; escopa ausente; cuerpo cubierto por pilosidad corta o si la pilosidad es larga entonces el metasoma con tomento blanco formando manchas o fajas 5

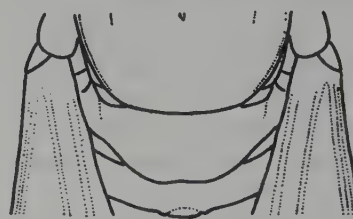


Figura 45.2

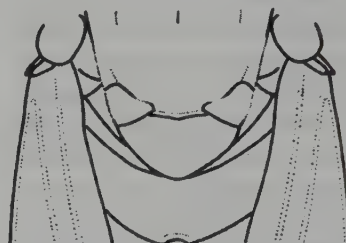


Figura 45.3

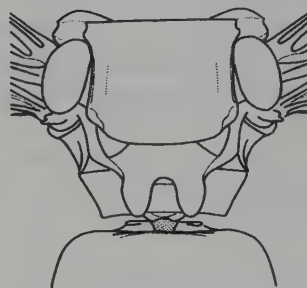


Figura 45.6

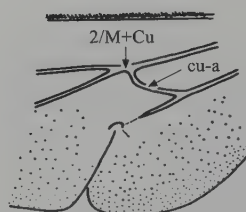


Figura 45.8



Figura 45.4



Figura 45.5



Figura 45.7

Figuras 45.2-45.8: 45.2 Detalle del mesosoma de *Bombus* (♀), vista dorsal; 45.3 Detalle del mesosoma de *Trigona*, vista dorsal; 45.4 Pata posterior de *Melipona*, vista externa; 45.5 Pata posterior de *Scaptotrigona*, vista interna; 45.6 Tórax y porción basal del metasoma de *Mesocheira*, vista dorsal; 45.7 Garras tarsales de *Tetrapedia* (♂); 45.8 Detalle del ala posterior de *Mesoplia* (♀).

- Labro normalmente más ancho que su longitud media; escopa normalmente presente; cuerpo con pilosidad variable 6

- 5(4) Arolios ausentes (Figura 45.7); porción superior de la carena pre-occipital se curva en dirección al ojo; mandíbula, en la porción mediana de su margen interno, con un gran diente proyectado en ángulo recto **Apinae** (en parte)
- Arolios presentes; carena pre-occipital ausente o presente, pero nunca se curva en dirección al ojo; mandíbula simple o con diente preapical **Nomadinae**

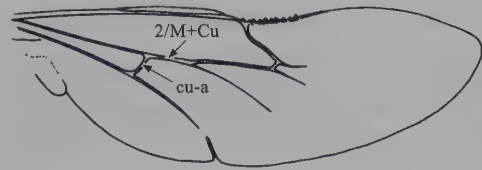
- 6(4) Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior (2/M+Cu) más corta que la vena cu-a; algunas veces, virtualmente ausente (Figura 45.8) o tan larga como cu-a; escopa tibial ausente; [ángulo posterior de la mandíbula bajo el eje medio de los ojos; rama interna de las garras del tarso posterior lobada] **Apinae** (en parte)
- Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior (2/M+Cu) tan larga como o mucho más larga que la vena cu-a (Figuras 45.9, 45.10), pero si igual, entonces, abejas pilosas, con escopa tibial 7

- 7(6) Lóbulo jugal del ala posterior pequeño, menos de $\frac{1}{4}$ del lóbulo vanal (= lóbulo claval); escopa frecuentemente ausente 8
- Lóbulo jugal del ala posterior igual a por lo menos $\frac{1}{4}$ de la longitud del lóbulo vanal (= lóbulo claval) (Figura 45.10); escopa normalmente presente **Apinae**

- 8(7) Tibia posterior con apenas un espolón, pectinado (Figura 45.11); [escopa presente; arolios ausentes] ... **Apinae**
- Tibia posterior con dos espolones relativamente rectos, ciliados o aserrados (Figura 45.12) 9

- 9(8) Arolios extremadamente pequeños; escopa presente; tercera celda submarginal más larga que las demás **Apinae** (en parte)
- Arolios de tamaño normal; escopa ausente; cuando hay tres celdas submarginales, la primera es la más larga ... 10

- 10(9) Coxa anterior cuadrangular, dando origen al trocánter a partir de sus ángulos distales externos; axila casi siempre expandida en ángulo agudo o como espina (Figura 45.13); esterno 6 de la hembra invaginado, su disco reducido y las porciones laterales distales formando un par de expansiones dentadas o espinosas (Figura 45.14) ... **Nomadinae**
- Coxa anterior más o menos triangular, trocánteres normalmente se originan en el ápice de las coxas, próximos uno a otro; margen externa de las axilas generalmente redondeada; esterno 6 de la hembra no muy invaginado, su disco no tan reducido, cuando hay expansiones espi-



gura 45.9

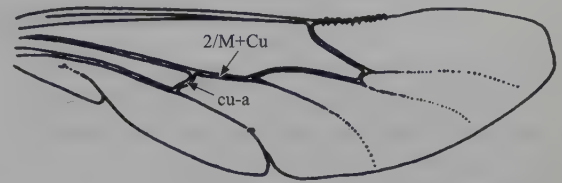


Figura 45.10

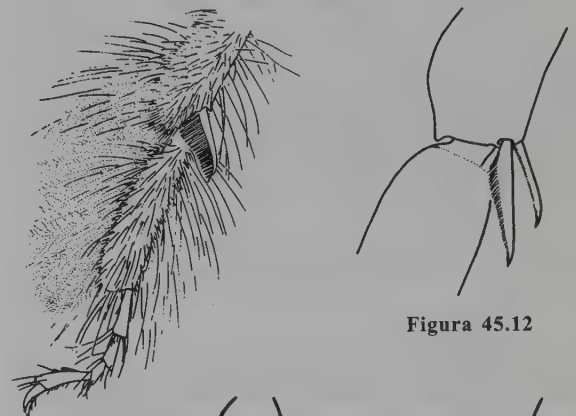


Figura 45.11

Figura 45.12

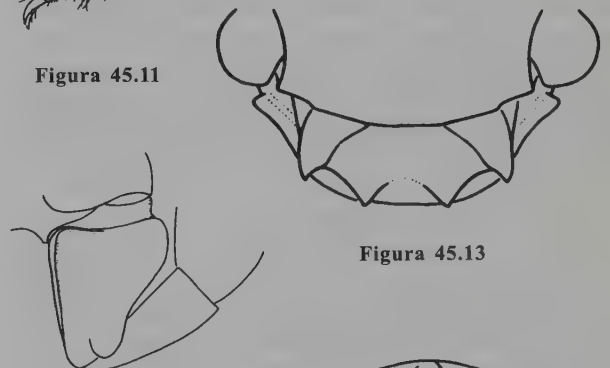


Figura 45.13

Figura 45.15

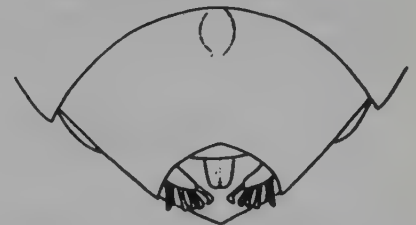


Figura 45.14

Figuras 45.9-45.14: 45.9 Ala posterior de *Leiopodus* (♂); 45.10 Ala posterior de *Monoeca* (♂); 45.11 Detalle de la pata posterior de *Tetrapedia* (♀), vista interna; 45.12 Espolones de la tibia posterior de *Paratrapedia* (*Xanthopedia*) (♀); 45.13 Escudelo de *Rhinepeolus* (♂), vista dorsal; 45.14 Ápice del metasoma de *Odyneropsis* (♀), vista dorsal; 45.15 Coxa anterior de *Osiris* (♀), vista ventral.

- nosas son cortas o solamente lobuladas 11
- 11(10)** Margen medio de la coxa frontal con carena (generalmente curvada extendida a través de la base de la coxa, Figura 45.15); esterno 6 de la hembra sin cerdas espiniformes, doblado longitudinalmente, formando una protección tubular para el agujón **Apinae** (en parte)
- Márgenes media y basal de la coxa anterior sin carena; esterno 6 de la hembra bifido a semitruncado con cerdas espiniformes de punta gruesa **Nomadinae** (en parte)

Subfamilia Apinae

Con más de 1.300 especies, es la subfamilia más diversa y abundante dentro de la familia Apidae y de distribución mundial, constituida por el grupo de abejas corbiculadas y sociales agrupado por Silveira *et al.* (2002) en una tribu particular, Apini, constituida por cuatro subtribus: Apina, Meliponina, Bombina y Euglossina, y por muchas de las tribus solitarias que hacían parte de la antigua familia Anthophoridae; también se incluyen algunas tribus de abejas parásitas que formaban parte de Nomadinae. En el Neotrópico se presentan 13 tribus de las 19 existentes. Cuatro de esas tribus son completamente parásitas mientras en tres de ellas algunas especies presentan ese comportamiento.

Isepeolini

A esta tribu pertenecen las abejas sudamericanas cleptoparásitas. Son epeoliformes y generalmente presentan parches pubescentes blancos o azules (raros) sobre el metasoma. Roig-Alsina (1991) revisa el grupo reconociendo dos géneros: *Isepeolus* con 11 especies y *Melectoides* con 10. El único género presente en el Neotrópico es *Isepeolus*.

Osirini

Tribu de abejas cleptoparásitas con cuerpo epeoliforme o nomadiforme. Se presentan géneros con 35 especies. En el Neotrópico se conocen 4 géneros: *Osiris* (21 especies), *Protosiris* (4), *Osirinus* (3) y *Parapeolus* (*Parapeolus*) (4).

Proteolini

Son abejas epeoliformes, cleptoparásitas, con áreas de pubescencia pálida sobre el metasoma. Se conoce un solo género, *Leiopodus*, con 5 especies (Roig-Alsina y Rozen 1994).

Exomalopsini

Abejas de tamaño pequeño a moderado, más o menos pelu-

das, antoforiformes y generalmente con bandas de pelos pálidos sobre el metasoma. Presenta 5 géneros con 128 especies. *Exomalopsis* es el único género presente en el Neotrópico con 4 subgéneros: *Exomalopsis s. str* (41 especies), *Stilbomalopsis* (13), *Phanomalopsis* (15) y *Dio-malopsis* (2).

Tapinotaspidini

Abejas solitarias pequeñas a medianas. Muchas de sus especies son semejantes a *Trigona*. Tribu exclusivamente neotropical. Sus especies colectan aceites en flores de Malpighiaceae. Generalmente nidifican en el suelo, aunque algunas lo hacen en orificios en madera. Se reconocen 9 géneros con 88 especies: *Arhysoceble* (5 especies), *Caenonomada* (5), *Chalepogenus* (21), *Lanthanmelissa* (5), *Monoeca* (8), *Paratetrapedia* (subgéneros: *Amphipedia* (4), *Lophopedia* (7), *Paratetrapedia* (14), *Tropilopedia* (3), *Xanthopedia* (5)), *Tapinotaspis* (3), *Tapinotaspoides* (4) y *Trigonopedia* (4). Revisión en Roig-Alsina (1997).

Tetrapediini

Son abejas pequeñas y esbeltas, poco pilosas y restringidas a las regiones tropicales de América. Presenta dos géneros muy diferentes: *Tetrapedia* y *Coelioxoides*. *Tetrapedia*, con 13 especies que superficialmente asemejan a *Paratetrapedia* y *Trigona*, comprende abejas solitarias que nidifican en orificios de la madera y recolectan aceites para usarlos en el aprovisionamiento de sus celdas; *Coelioxoides*, con 3 especies, comprende abejas cleptoparásitas de nidos de *Tetrapedia* y de aspecto muy semejante a *Coelioxys*.

Emphorini

Abejas solitarias, robustas, de pequeñas a grandes. Casi todas las especies son peludas con aspecto semejante al de muchos Eucerini. Es un grupo exclusivamente americano

muy diverso en las regiones templadas de Sudamérica y menos diverso en la región tropical. Nidifican en barrancos o en superficies planas. Existen 9 géneros con 112 especies. En la Región Neotropical se presentan 7 géneros: *Alepidosceles* (6 especies), *Ancyloscelis* (25), *Diadasia* (50), *Diadasina* (5), *Melitoma* (10), *Melitomella* (3) y *Ptilothrix* (3).

Eucerini

Abejas solitarias, robustas y peludas, de medianas a grandes. Se distribuye en todos los continentes excepto Australia. Nidifican en el suelo. Los machos de muchas de sus especies se distinguen por tener antenas muy largas. En el mundo hay 31 géneros con 706 especies. Para el Neotrópico se registran 17 géneros: *Alloscirtetica* (37 especies), *Florilegus* (subgéneros: *Eufleurilegus* (5), *Florilegus* (5), *Floriraptor* (1)), *Gaesischia* (subgéneros: *Dasyhalonia* (5), *Gaesischia* (19), *Gaesischiana* (3), *Gaesischiopsis* (7), *Pachyhalonia* (3), *Prodasyhalonia* (1)), *Gaesoshira* (1), *Lophothygater* (1), *Megascirtetica* (1), *Melissodes* (subgéneros: *Eplectica* (8), *Eumelissodes* (72), *Melissodes* (23)), *Melissoptila* (subgéneros: *Comeptila* (2), *Melissoptila* (1), *Ptilomelissa* (18)), *Micronychapis* (1), *Pachysvastra* (2), *Peponapis* (3), *Platysvastra* (1), *Santiago* (1), *Svastrina* (1), *Svastra* (subgéneros: *Epimelissodes* (2), *Svastrides* (4)), *Thygater* (subgéneros: *Thygater* (23), *Nectarodiaeta* (2)), *Trichocerapis* (subgéneros: *Trichocerapis* (5), *Dithygater* (1)) y *Xenoglossa* (5).

Anthophorini

Abejas solitarias, grandes, robustas, peludas, que nidifican en el suelo. Se encuentra en todo el mundo excepto en Nueva Zelanda; son muy comunes en el Viejo Mundo y más bien raras en el Neotrópico. Siete géneros con 692 especies en todo el mundo; en el Neotrópico solamente se presentan 2 géneros: *Anthophora* (subgéneros: *Mischanthophora* (19 especies), *Anthophoroides* (6), *Heliophila* (65)) y *Deltoptila* (10).

Centridini

Abejas solitarias, de medianas a grandes, robustas y peludas, que generalmente nidifican en el suelo, aunque hay algunos grupos que utilizan orificios en la madera. Es un grupo eminentemente tropical restringido a las Américas. Son colectoras de aceites en Malpighiaceae, Krameriaceae y algunas Scrophulariaceae; tales aceites son utilizados en el aprovisionamiento de celdas. La tribu esta constituida por 2 géneros: *Centris* (subgéneros: *Acritocentris* (4 especies), *Centris* (35), *Heterocentris* (17), *Melacentris* (18), *Paracentris* (25), *Ptilotopus* (12),

Trachina (15), *Xanthemisia* (7)) y *Epicharis* (subgéneros: *Anepicharis* (3), *Cyphepicharis* (1), *Epicharana* (6), *Epicharis* (3), *Epicharitides* (7), *Epicharoides* (4), *Hoplepicharis* (4), *Parepicharis* (2), *Triepicharis* (2)).

Rhathymini

Abejas cleptoparasitas, grandes y alargadas. La tribu se restringe a las regiones tropicales americanas. Contiene sólo un género: *Rhathymus* con cerca de 8 especies. Sus especies son parásitas de *Epicharis*. Revisión en Friese (1912).

Ericrocidini

Abejas cleptoparasitas en nidos de Centridini, de tamaño medio a grande, algunas veces con el integumento metálico. Exclusivamente americanas, muy diversas en la Región Amazónica. Once géneros con 53 especies; 9 géneros neotropicales: *Acanthopus* (3 especies), *Aglaomelissa* (1), *Ctenioschelus* (1), *Cyphomelissa* (4), *Eurytis* (1), *Hopliphora* (1), *Mesocheira* (1), *Mesonychium* (5), *Mesoplia* (12). Revisión en Snelling y Brooks (1985).

Apini

En este capítulo se sigue la clasificación sugerida por Roig-Alsina y Michener (1993) y adoptada por Silveira *et al.* (2002) en donde Apini agrupa las especies de abejas corbiculadas, consideradas anteriormente como familia Apidae por otros autores (Michener 1974), formando 4 subtribus. La tribu, entonces, reúne abejas de pequeñas a grandes, cuya característica común es la presencia de corbícula en las hembras; algún nivel de organización social presente en todas las subtribus, alcanzando su máxima expresión en Apina, Meliponina y Bombina.

Subtribu Apina

Abejas productoras de miel (abejas del apicultor), con el único género *Apis*, predominantemente tropical, originado en la región indo-malaya durante el Oligoceno (Engel 1999). A medida que el hombre fue colonizando diferentes regiones, las abejas del género *Apis* y en particular *Apis mellifera* fueron introducidas en dichas regiones, alcanzando hoy día una amplia distribución por todo el globo terráqueo. De acuerdo con Engel (1999) actualmente se reconocen 7 especies agrupadas en tres subgéneros (*Apis*, *Megapis* y

Micrapis). En el Neotrópico solamente se encuentra el subgénero *Apis*, representado por *Apis mellifera*. En general las abejas del género *Apis* van desde pequeñas (7 mm longitud) a grandes (19 mm longitud), moderadamente peludas y de cuerpo más o menos alargado. Tienen ojos peludos, arolios presentes, espinas tibiales ausentes, aparato limpiador de antenas en las patas anteriores, alas con venación completa, fuerte y aguijón bien desarrollado. En condiciones naturales hacen sus nidos expuestos o en cavidades tales como huecos en las rocas o en los árboles, algunas veces en el piso. Forman panales verticales de celdas hexagonales, de tamaño diferente para la cría de los machos (mayor tamaño) y la reina (construida hacia afuera del panal y en posición vertical, colgando de las celdas de obreras). El alimento (miel y polen) es almacenado en celdas similares a las de cría y generalmente en la periferia del panal. Las colonias pueden tener desde unos cientos hasta unas 60.000 a 80.000 abejas.

La explotación comercial de *Apis mellifera* se basa principalmente en la extracción de grandes volúmenes de miel, así como también en la producción de jalea real, cera y propóleos, sustancias a las que se atribuyen propiedades medicinales y que son ampliamente usadas en medicina y cosmetología. Por otro lado, la actividad polinizadora de *Apis mellifera* ha hecho que se desarrollen líneas genéticas polinizadoras de plantas específicas (alfalfa) y que en los países con estaciones marcadas se haya desarrollado el sistema de apicultura migratoria para aprovechar la floración de cultivos particulares. Igualmente, la producción de reinas y de colonias de abejas es una actividad que genera lucros apreciables.

Subtribu Meliponina

Esta subtribu agrupa todas aquellas abejas conocidas como «abejas sin aguijón» encontradas en las áreas tropicales y subtropicales del mundo (Roubik 1989).

El tamaño de las abejas sin aguijón varía desde 2 mm aproximadamente (*Leurotrigona pusilla*, Moure et al. 1988) hasta 1 cm (*Melipona interrupta*). Junto con las abejas de miel (*Apis mellifera*) son las únicas que poseen comportamiento altamente social.

Existen varios cientos de especies, pero su número real es difícil de establecer debido a la abundancia de especies crípticas (Michener 1990a) y razas geográficas, las cuales muchas veces difieren entre sí en caracteres muy superficiales. Las abejas sin aguijón se caracterizan principalmente

por tener su aguijón reducido, alas con venación débil o reducida y ojos desnudos (excepto el género *Trichotrigona* encontrado por Camargo y Moure en 1983); además construyen nidos muy característicos para albergar su cría, con entradas generalmente conspicuas, las cuales, en algunos casos, sirven para identificar especies particulares.

El fósil más antiguo de abejas que se conoce es un espécimen perteneciente a esta tribu, *Cretotrigona prisca*, encontrado en ámbar de New Jersey con una edad aproximada de 65 millones de años (Michener y Grimaldi 1988; Engel 2000a). Para la Región Neotropical, Michener (2000a) reconoce 14 géneros mientras que Camargo y Pedro (1992) siguen reconociendo como géneros todos los subgéneros considerados por Moure, además de aquellos más recientes: *Camargoia* del Amazonas brasileiro, propuesto por Moure (1989a) y revisado por Camargo (1996) y *Meliwillea*, endémico en los bosques de niebla de Costa Rica y descrito por Roubik et al. (1997) (Tabla 45.1). *Saka-gamilla*, que fue descrito por Moure (1989b), es sinónimo de *Scaptotrigona* (Camargo y Pedro 1992). A su vez, Michener (2000a) sinonimiza *Aparatrigona* con *Paratrigona*, *Parapartamona* con *Partamona*, *Ptilotrigona* y *Camargoia* con *Tetragona*.

Los meliponinos nidifican en casi cualquier cavidad que encuentren disponible, desde agujeros en árboles, piso o paredes, incluyendo tumbas en los cementerios (Nates-Parra 1990), hasta nidos abandonados de cerambícidos o nidos vivos de *Nasutitermes* (Michener 1990a) y hormigas *Monacis bispinosa* (Parra 1990), acondicionando estos sitios a sus necesidades; también son capaces de hacer nidos completamente subterráneos, hasta 4 metros bajo tierra (por ejemplo *Geotrigona*) o completamente expuestos, pendientes de ramas de árboles (*Paratrigona*) o sobre paredes de edificaciones (*Partamona*). La entrada al nido puede ser un tubo de cera ya sea recto (como en *Scaptotrigona*, *Nannotrigona* o *Tetragonisca*) o en forma de trompeta (*Tetragona*, algunas especies de *Melipona*), o un orificio por el que sólo cabe una abeja (otras especies de *Melipona*).

El tamaño de las colonias es bastante variable, desde especies de *Melipona* con poblaciones que no pasan de 100 a 500 abejas, hasta otras como *Trigona spinipes* que pueden contener algo más de 100.000 individuos (Velthuis 1997). A pesar de que su aguijón es reducido o ausente, no por eso están indefensas. Exhiben diversos mecanismos de defensa desde la simple huida, hasta el ataque furioso de muchas obreras que muerden, impregnan de resinas o aún depositan sustancias cáusticas sobre la piel del individuo, como ese el caso de las abejas del género *Oxytrigona* (Michener 1974; Nates-Parra y Cepeda 1983; Parra 1990).

Subtribu Euglossina

Subtribu endémica del Neotrópico; especies comúnmente en los bosques húmedos tropicales y subtropicales de las Américas, desde el nivel del mar hasta los 1.600 m de altura, excepcionalmente a 2.000 m como transeúntes (Dressler 1982a). Abejas relativamente grandes (8-30 mm de largo), con colores metálicos brillantes (azul, rojizo, verde, púrpura, cobre, bronce) y de vuelo rápido. La proboscis es tan larga que en algunos casos excede la longitud del cuerpo cuando la abeja está en reposo (Dressler 1982a). La mayoría de las especies son solitarias pero algunas *Euglossa* —y aparentemente todas las *Eulaema*— son parasociales (Zucchi *et al.* 1969). Una característica especial de la tribu es que los machos son atraídos y recolectan fragancias producidas por flores de Orchidaceae, Araceae, Gesneriaceae («síndrome euglosófilo», Gerlach y Schill 1991) por lo que se les conoce como «abejas de las orquídeas». Igualmente recolectan otras sustancias aromáticas producidas por otras fuentes. Se aceptan 5 géneros, dos de los cuales, *Aglae* y *Exaerete*, son parásitos en nidos de otros euglosinos. Revisión en Bonilla y Nates (1992).

Subtribu Bombina

A esta subtribu pertenecen los «abejorros del páramo» o «abejones de la tierra». Son abejas grandes (9 a 22 mm de longitud), robustas y con bastante pilosidad que va desde negro hasta amarillo y blanco pasando por especies que exhiben coloración roja. Excepto por las especies parásitas del subgénero *Psithyrus* (no del Neotrópico) todas son primitivamente eusociales.

Las especies de esta subtribu están distribuidas por todo el mundo, excepto Australia; particularmente adaptadas a climas fríos, están mejor representadas en la Región Holártica. Nidifican generalmente en nidos de roedores, pájaros o cavidades preexistentes localizadas entre el pasto u otra vegetación.

Para el mundo, hay descritas aproximadamente 250 especies. En Sudamérica, aunque su número es mucho menor, el género está ampliamente distribuido y ocupa desde las planicies amazónicas hasta las grandes alturas de los Andes. Existen unas 35 especies en el Neotrópico (Lavery y Plowright 1985).

Clave para las tribus neotropicales de Apinae

Tomado de Silveira *et al.* 2002

- 1 Escudelo proyectado posteriormente sobre el metanoto (Figuras 45.2 y 45.3), si parte del metanoto queda expuesta, entonces abejas con venación alar reducida, celdas submarginales apenas débilmente indicadas (Figura 45.16); placas basitibial y pigidial siempre ausentes. Hembra: aparato para transporte de polen en la pata posterior, cuando está presente, transformado en corbícula; [margen apical interna de la tibia posterior de las hembras no parásitas (excepto reinas de especies eusociales) con hilera de cerdas gruesas (rastelo) (Figura 45.5)] **Apini**
 - Escudelo casi siempre normal y no proyectado sobre el metanoto, si cubre el metanoto, entonces el escudelo es bilobulado posteriormente y las abejas tienen pelos con brillo metálico cubriendo el metasoma; celdas submarginales siempre delimitadas por venas fuertes y evidentes; placas basitibial y pigidial presentes o no. Hembra: escopa, cuando está presente, normal **2**
- 2(1) Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior (2/M+Cu) menos de dos veces más larga que la vena cu-a (Figura 45.9) y, normalmente, no más que la mitad de la vena M; partes distales de las alas, a veces fuertemente papiladas, partes basales a veces con áreas libres de pelos **3**
 - Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior (2/M+Cu) casi o más de dos veces más larga que la vena cu-

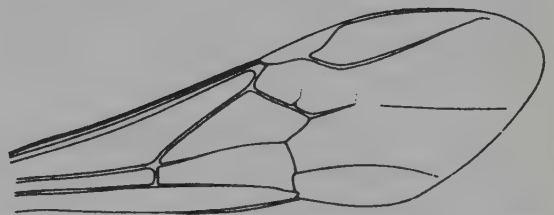


Figura 45.16

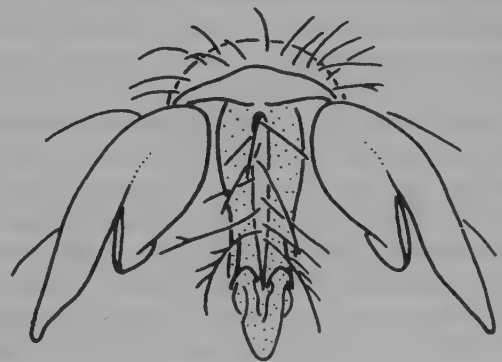


Figura 45.17

Figuras 45.16-45.17: 45.16 Ala anterior de *Schwarziana*; 45.17 Garras tarsales de *Rhathymus* (♂).

a (Figura 45.10) y raramente más corta que la mitad de la vena M; alas en general homogéneamente pilosas y no más que levemente papiladas apicalmente 9

3(2) Lóbulo jugal del ala posterior por lo menos la mitad de la longitud del lóbulo vanal (= lóbulo claval); escopa, generalmente constituida apenas por pelos largos y ramificados 4

- Lóbulo jugal del ala posterior sin sobrepasar 1/3 de la longitud del lóbulo vanal (= lóbulo claval); escopa de la hembra, cuando presente, constituida por pelos simples y largos entremezclados con pelos plumosos más cortos 5

4(3) Celda marginal más larga que la distancia entre su ápice y el ápice del ala; primera celda sumarginal (medida en su margen posterior) más ancha que las otras, la segunda menor que todas; mandíbula simple, raramente bidentada **Emphorini**

- Celda marginal tan larga como la distancia de su ápice al ápice del ala o, normalmente, mucho menos; segunda celda submarginal tan larga como o más que las otras; la tercera, normalmente menor que todas; mandíbula dentada **Centridini**

5(3) Alas homogéneamente pilosas, no papiladas apicalmente; celda marginal tan larga como o más larga que la distancia entre su ápice y el ápice del ala 6

- Alas enteramente glabras (o casi), papiladas apicalmente; celda marginal más corta que la distancia entre su ápice y el ápice del ala 8

6(5) Diente interno de las garras tarsales modificado en un gran lóbulo con ápice truncado (Figura 45.17); abejas de tamaño medio a grande, con por lo menos 11 mm de longitud. Hembra: escopa ausente **Rhathymini**

- Garras tarsales normales, diente interno puntiagudo (Figura 45.7); abejas de tamaño medio a pequeño, máximo con 13 mm de longitud. Hembra: escopa variable, frecuentemente presente 7

7(6) Arolios ausentes (Figura 45.7); espolón de la tibia media largo, aserrado en ambos lados y con denticulos que aumentan en dirección al ápice del espón; pedicelo más largo que ancho, cónico; F2 del tamaño semejante a F3; en las especies no parásitas, apenas un espón en la tibia posterior de machos y hembras **Tetrapediini**

- Arolios presentes; espolón de la tibia media aserrado apenas en el borde posterior, con denticulos de tamaño semejante o disminuido en dirección al ápice del espón; pedicelo normalmente tan largo como ancho, redondeado; si el pedicelo es largo, entonces F2 es menor que F3; dos espónes en la tibia posterior **Tapinotaspidini**



Figura 45.18

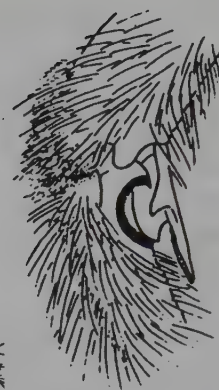


Figura 45.20

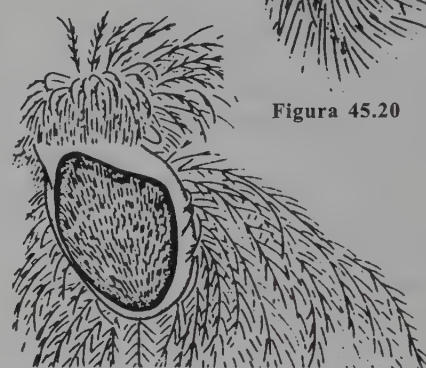


Figura 45.19

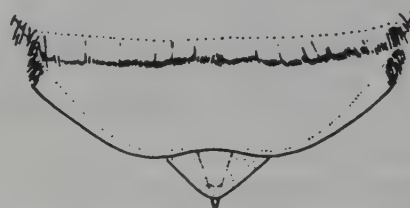


Figura 45.21



Figura 45.24

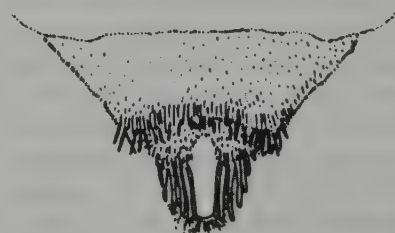


Figura 45.22



Figura 45.23

Figuras 45.18-45.24: 45.18 Tibia y espón medios de *Acanthopus* (♂), vista lateral; 45.19 Placa basitibial de *Exomalopsis* (♀); 45.20 Espón de la tibia anterior de *Exomalopsis* (♀); 45.21 Ápice del metasoma de *Isepeolus* (♀), vista dorsal; 45.22 Ápice del metasoma de *Leiopodus* (♀), vista dorsal; 45.23 Pata posterior de *Euglossa* (♂), vista externa; 45.24 Pata posterior de *Eulaema* (♂), vista externa.

- 8(5)** Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior (2/M+Cu) más corta que la vena cu-a, a veces, virtualmente ausente (Figura 45.8); ángulo posterior de la mandíbula bajo el eje medio del ojo; escopa ausente; garras tarsales con un gran lóbulo o diente basal interno; espolón de la tibia media grande, bífido o multidentado (Figura 45.18) **Ericrocidini**
- Segunda abscisa de la vena M+Cu del ala posterior más o menos del mismo tamaño de cu-a; ángulo posterior de la mandíbula bajo el margen posterior del ojo; escopa presente en la hembra; garras tarsales hendidas en el macho, con diente medio interno en la hembra; espolón de la tibia media simple **Anthophorini**
- 9(2)** Paraglosa tan larga como los dos primeros palpómeros del palpo labial juntos (extendidos más allá de la gálea cuando la lengua esta extendida); lóbulo jugo del ala posterior cerca de la mitad de la longitud del lóbulo vanal (= lóbulo claval); antena del macho normalmente muy alargada **Eucerini**
- Paraglosa menor que el primer palpómero del palpo labial (escondido entre la gálea y la glosa cuando la lengua está extendida); lóbulo jugo del ala posterior normalmente menor que la mitad de la longitud del lóbulo vanal (= lóbulo claval); antena del macho no excesivamente alargada **10**
- 10(9)** Placa basitibial presente en ambos sexos, en la hembra con área pilosa aterciopelada central, separada del margen liso por un surco (Figura 45.19); espolón de la tibia anterior con proyección espiniforme en la porción basal («tronco») (Figura 45.20); cuerpo cubierto, predominantemente, por pilosidad larga y erecta. Hembra: escopa presente, bien desarrollada **Exomalopsini**
- Placa basitibial ausente en ambos sexos; espolón de la tibia anterior no modificado; cuerpo cubierto predominantemente por pilosidad corta y decumbente. Hembra: escopa ausente **11**
- 11(10)** Puntuación pilífera predominantemente fina y poco conspicua; coxa anterior con carena ventral a lo largo de su margen interno y, a veces, también a lo largo del margen basal (Figura 45.15); membrana cervical con esclerito redondo ventral; flagelómero 1 menor que 1.5 veces el largo de flagelómero 2; muchas especies con integumento predominantemente testáceo **Osirini**
- Puntuación pilífera predominantemente gruesa y conspicua; coxa anterior sin carena, margen ventral interno redondeado, membrana cervical, máximo, con leve esclerotización ventral; flagelómero 1 por lo menos 1.5 veces más largo que flagelómero 2; tegumento, en general, negro, máximo, con áreas castaño-rojizas **12**
- 12(11)** Hembra: Tergo 6 con el ápice amplio, emarginado medianamente y con la franja marginal de pelos más larga en los lados (Figura 45.21). Macho: mandíbula con pelos largos y esparcidos en la superficie externa **Isepeolini**
- Hembra: Tergo 6 con el ápice estrecho, espatulado y bordeado de sedas espiniformes (Figura 45.22). Macho: mandíbula con denso parche de pelos en la superficie externa **Protepeolini**

Clave para las subtribus neotropicales de Apini

Tomado de Silveira *et al.* 2002

- 1** Espolones tibiales posteriores ausentes; arolios presentes; lóbulo jugo del ala posterior presente; labro 3 o 4 veces más ancho que largo; celda marginal abierta o con venas finas o evanescentes distalmente (si completamente delimitada por venas fuertes, por lo menos 2 veces mayor que la distancia de su ápice al ápice del ala) **2**
- Espolones tibiales posteriores presentes; arolios muy reducidos o ausentes; lóbulo jugo del ala posterior ausente o muy reducido; labro, máximo, 2 veces más ancho que largo; ápice de la celda marginal completamente delimitado por venas fuertes y separado del ápice del ala por una distancia igual a por lo menos la mitad de la longitud de la celda **3**
- 2(1)** Celda marginal abierta (o limitada por venas débiles), afinándose a partir de la base ancha (Figura 45.16); segunda vena recurrente ausente; estigma de tamaño moderado a grande, extendido más allá de la base de la vena r-rs. Hembra: uñas tarsales simples; aguijón atrofiado **Meliponina**
- Celda marginal completa, con lados paralelos en parte de su longitud; segunda vena recurrente presente; estigma minúsculo, sin afinarse más allá de la base de la vena r-rs. Hembra: uñas tarsales hendidas; aguijón bien desarrollado **Apina**
- 3(2)** Lengua, en reposo, alcanza por lo menos la base del metasoma; escudelo sobresaliendo encima del metanoto y propodeo. Macho: tibia posterior hinchada y con una hendidura pilosa en la mitad apical del margen posterior (Figuras 45.23 y 45.24) **Euglossina**
- Lengua, en reposo, normalmente no sobrepasando la coxa media; escudelo redondeado posteriormente, sobresale por encima del metanoto pero no del propodeo. Macho: tibia posterior no hinchada ni con hendidura pilosa ... **Bombina**

Subfamilia Nomadinae

Incluye numerosas tribus de abejas, todas las cuales son cleptoparásitas: sus larvas se alimentan en las celdas de abejas de otras especies. Está presente en todos los continentes y muy diversificada en América. Para el mundo se cuentan 10 tribus de las cuales hay 4 en el Neotrópico.

Brachynomadini

Abejas pequeñas, negras o con el metasoma o gran parte del cuerpo rojo. Parasitan especies de Colletinae, Exomalopini y Panurginae, insertando los huevos en la pared de las celdas. Posee 5 géneros de los cuales solamente uno de ellos (*Brachynomada*), con 8 especies, se ha encontrado en la Región Neotropical.

Nomadini

Abejas alargadas y con pilosidad dispersa, tipo vespoideo. La mayor parte de las especies algunas veces tienen marcas blancas o amarillas sobre el tegumento rojo. Posee un solo género, *Nomada*, que es muy abundante en la Región Holártica, pero con menos especies en el Neotrópico. Muchas de sus especies son cleptoparásitas en nidos de *Andre-*

na, aunque otras se han encontrado parasitando nidos de algunos géneros de Halictidae, Melittidae, Colletidae y Apidae (Michener 2000a).

Epeolini

Abejas relativamente robustas, parásitas, caracterizadas por la presencia de bandas de pelos plumosos, cortos, densos, pálidos o blancos en el metasoma, y generalmente en otras partes del cuerpo, produciendo un patrón bastante conspicuo. Se encuentran en todos los continentes, excepto Australia, y son cleptoparásitas en nidos de varios grupos de abejas. Posee 6 géneros (*Doringiella* (subgéneros: *Doringiella*, *Pseudoepeolus*, *Tripeolus*), *Epeolus* (subgéneros: *Epeolus*, *Trophocleptia*), *Odyneropsis*, *Rhinepeolus*, *Rhogepeolus* y *Thalestria*) con cerca de 300 especies.

Caenoprosopidini

Abejas más o menos pequeñas, con metasoma rojo y bandas delgadas de pelos plumosos blancos en los tergos apicales. Neotropicales con dos géneros monotípicos: *Caenoprosopina* y *Caenoprosopis*.

Clave para las tribus neotropicales de Nomadinae

Tomado de Silveira *et al.* 2002

- 1 Labro más largo que ancho; surco mesepisternal largo, extendido mucho más allá del surco escrobal; coxa media, amplia y lateralmente oculta bajo el mesepisterno. Hembra: tergo 6 sin placa pigidial, su margen posterior con una entrada media; tergo 5 sin área pseudopigidial; ápice del esterno 6 expuesto y con forma de un par de espinas bien evidentes. Macho: placa pigidial expandida, ápice bilobado **Caenoprosopidini**
- Labro más ancho que largo; surco mesepisternal dirigido hacia atrás y continuo con el surco escrobal; coxa media ampliamente expuesta. Hembra: placa pigidial presente en el tergo 6, su margen posterior entero; tergo 5, en general, con área pseudopigidial bien desarrollada (indicada por pilosidad erecta muy corta y densa); esterno 6, en general, oculto, cuando está expuesto, su ápice es redondeado y con cerdas gruesas, cortas o en forma de gancho. Macho: placa pigidial normal y bien desarrollada 2
- 2(1) Coxa anterior cuadrada, trocánteres insertados en posición pre-apical y lateral en la coxa, sus bases alejadas entre sí; axilas proyectadas posteriormente en punta aguda o espina (Figura 45.13); región interalveolar frecuentemente protuberante y con carena frontal bien desarrollada **Epeolini**
- Coxa anterior casi siempre cónica-triangular, trocánteres insertados en posición apical, sus bases próximas entre sí, si la coxa es cuadrada y los trocánteres con inserción preapical, entonces abejas con diseños amarillos evidentes; axilas redondeadas posteriormente; región interalveolar plana o apenas débilmente elevada, carena frontal poco evidente 3
- 3(2) Diseños amarillos siempre presentes; margen interna de la superficie dorsal de la coxa posterior sin carena; ápice de la tibia posterior con cerdas cortas espiniformes **Nomadini**

- Diseños amarillos ausentes, integumento negro o castaño rojizo; margen interna de la superficie dorsal de la coxa posterior con una fuerte carena; ápice de la tibia posterior sin cerdas espiniformes **Brachynomadini**

Subfamilia Xylocopinae

Esta subfamilia incluye tanto abejas grandes y robustas, como pequeñas y alargadas. La escopa es más reducida que en otras abejas no corbiculadas de la subfamilia Apinae, excepto en las abejas parasíticas (que no la tienen). En el mundo hay 4 tribus con 15 géneros y 895 especies. Para el Neotrópico se registran dos tribus (Xylocopini y Ceratinini) con 2 géneros (*Xylocopa* y *Ceratina*).

Xylocopini

Abejas grandes a muy grandes, robustas, negras a azul metálico, machos de algunas especies amarillos o testáceos. Se caracterizan por poseer prestigma muy largo, ausencia de estigma, alas fuertemente papiladas y galeas anchas, esclerotizadas y en forma de navaja. Explotan madera y troncos de árboles como sustrato de nidificación. *Xylocopa* es el único género reconocido actualmente; a nivel mundial se subdivide en 31 subgéneros, 12 de los cuales se presentan en el Neotrópico: *Cirroxylocopa*, *Dasyxylocopa*, *Diaxylo-*

copa, *Monoxylocopa*, *Nanoxylocopa*, *Neoxylocopa*, *Notoxylocopa*, *Shoenheria*, *Stenoxycopa*, *Xylocopoda*, *Xylocopsis* y *Xylocopoides* (Michener 2000a).

Ceratinini

Abejas pequeñas, aparentemente solitarias (hay evidencias de algunas especies que presentan división de trabajo, Michener 2000a) andreniformes, alargadas y con el tegumento brillante que varía de negro a verde metálico. Muchas especies tienen el cuerpo completamente oscuro, excepto por una barra gruesa, amarilla, ancha y alargada en la mitad del clípeo. Nidifican en ramas delgadas o gajos de árboles muertos.

Michener (2000a) reconoce dos géneros para la tribu: *Megaceratina* y *Ceratina*, éste último presente en la Región Neotropical. *Ceratina* tiene 17 subgéneros en el mundo, pero solamente 4 de ellos están representados en el Neotrópico: *Calloceratina*, *Ceratinula*, *Crewella* y *Rhysoceratina*.

Clave para las tribus neotropicales de Xylocopinae

Tomado de Michener 1944

- | | |
|---|-------------------|
| 1 Abejas grandes y robustas con pilosidad abundante y plumosa por lo menos en las partes laterales del metasoma; estigma virtualmente ausente; porción apical de las alas fuertemente papilada; metanoto vertical | Xylocopini |
| - Abejas pequeñas y delgadas, con pilosidad rala y poco ramificada; estigma grande; alas no papiladas; metanoto horizontal | Ceratinini |

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia por brindar el espacio para la realización de este trabajo. A Fernando A. Silveira, Gabriel A. R. Melo y Eduardo A. B. Almeida por permitir utilizar las ilustraciones que acompañan el capítulo.

Tabla 45.1 Resumen de la distribución y modos de vida de subfamilias y tribus de las abejas de la Familia Apidae presentes en el Neotrópico.

Subfamilia	Tribu	Distribución	Formas de vida	NEOTRÓPICO			MUNDO	
				T	G	E	G	E
Apinae				13				
	Anthophorini	NAuOMAfPNrAnAr	sol		2	35	7	692
	Apini							
	<i>Apina</i>	NOMAfP	soc		1	1	1	7
	<i>Bombina</i>	NOPNrAr	soc		1	35	2	250
	<i>Euglossina</i>	N An(m)	sol; p		5	177	5	175
	<i>Meliponina</i>	NAuOMAfAn(m)	sol; p		20	287	21	300
	Centridini	NNrAnAr	sol		2	165	2	176
	Emphorini	NNrAr	sol		7	102	9	112
	Ericrocidini	NNrAnAr	sol		9	29	9	53
	Eucerini	NOMAfPNrAnAr	sol		18	264	31	706
	Exomalopsini	NNrAnAr	sol		1	71	5	128
	Isepeolini	N Ar	sol; p&		2	21	2	21
	Osirini	NPNrAr	sol; p&		4	32	5	35
	Protepeolini	N Nr(m)	sol; p&		1	5	1	5
	Rhatymini	N	sol; p&		1	8	1	9
	Tapinotaspidini	NAnAr	sol		9	88	8	85
	Tetrapedini	N	sol;p		2	16	2	16
Nomadinae				4				
	Brachynomadini	NNrAr	sol; p&		1	8	5	?
	Nomadini	NAuOAfPNrAn	sol; p&		1	?	1	?
	Epeolini	NAfPNrAnAr	sol; p&		6	60	6	300
	Caenoprosopidini	N	sol; p&		1	1	2	2
Xylocopinae				2			15	
	Xylocopini	NAuOMAfPNrAn	sol		1	99	1	469
	Ceratinini	NAuOMAfPNrAn	sol		1	57	2	192
Total				19	96	1561	143	3733

T: Número de tribus, G: Número de géneros, E: Número de especies

soc:sociales; sol:solitarios; p: parásitos; &: todas las especies del taxón son parásitas

N:neotropical Au:australiana O:oriental M:Madagascar Af:africana P:paleártica Nr:neártica An:antillana Ar:araucana (m):marginal Referencias: Michener 2000a

Literatura citada capítulos 38, 41-45

- Alexander, B. A. y C. D. Michener. 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees. *University of Kansas Science Bulletin* 55:377-424.
- Amarante, S. T. P. 2002. A synonymic catalog of the neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). *Arquivos de Zoologia* 34(1):1-139.
- Bennett, F. D. 1966. Notes on the biology of *Stelis* (*Odontostelis*) *bilineolata* (Spinola), a parasite of *Euglossa cordata* (Linnaeus). *Journal of the New York Entomological Society* 74:72-79.
- Benoist, R. 1942. Les Hyménoptères qui habitent les tiges de ronce aux environs de Quito (Equateur). *Annales de la Société Entomologique de France* 111:75-90.
- Bonilla-Gómez, A. y G. Nates-Parra. 1992. Abejas euglosinas de Colombia (Hymenoptera: Apidae) I. Claves ilustradas. *Caldasia* 17(1):149-172.
- Bosch, J. y W. P. Kemp. 2002. Developing and establishing bee species as crop pollinators: The example of *Osmia* spp. (Hymenoptera: Megachilidae) and fruit trees. *Bulletin of Entomological Research* 92:3-16.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-304.
- Camargo, J. M. F. 1996. Meliponini neotropicales. O gênero *Camargoia* Moure, 1989. *Arquivos de Zoologia, São Paulo* 33:71-92.
- Camargo, J. M. F. y J. S. Moure. 1983. *Trichotrigona*, um novo gênero de Meliponini (Hymenoptera, Apidae), do Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica* 13:421-429.
- Camargo, J. M. F. y S. R. M. Pedro. 1992. Systematic, phylogeny and biogeography of Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): a mini-review. *Apidologie* 23:293-314.
- Day, M. C. 1984. The enigmatic genus *Heterogyna* Nagy (Hymenoptera: Sphecidae; Heterogyninae). *Systematic Entomology* 9:293-307.
- Dressler, R. L. 1982a. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:373-394.
- Dressler, R. L. 1982b. New species of *Euglossa*. II. (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical* 30(2):121-129.
- Engel, M. 1999. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*) *Journal of Hymenoptera Research* 8(2):165-196.
- Engel, M. 2000a. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates* 3296:1-11.
- Engel, M. S. 2000b. Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 250:1-90.
- Engel, M. S. 2001. A monograph of the baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 259:1-192.
- Engel, M. S. 2002. Phylogeny of the bee tribe Fideliini (Hymenoptera: Megachilidae), with the description of a new genus from southern Africa. *African Entomology* 10(2):305-313.
- Freitas, B. 1998. A importância relativa de *Apis mellifera* e outras espécies de abelhas na polinização de culturas agrícolas, pp. 10-20, en: *Anais do III Encontro sobre abelhas*. Universidad de São Paulo, Junho 11-14, Ribeirão Preto, Brasil.
- Friese, H. 1912. Neue und wenig bekannte Bienenarten der neotropischen Region. *Archiv für Naturgeschichte A* 78(6):198-226.
- Gaglianone, M. C. 2000. Behavior on flowers, structure associated to pollen transport and nesting biology of *Perditomorpha brunerii* and *Cephalurgus anomalus* (Hymenoptera: Colletidae, Andrenidae). *Revista de Biología Tropical* 48(1):89-99.
- Gerlach, G. y R. Schill. 1991. Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanical Acta* 104:379-391.
- Gonzalez, V. H. y G. Nates-Parra. 1999. Sinopsis de *Parapartamona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): un género estrictamente andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23:171-179.
- Gonzalez, V. H. y C. D. Michener. 2004. Applications of specific names and association of sexes in *Cadegualina* (Hymenoptera, Colletidae, Diphaglossini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106(4): 850-856.
- Griswold, T., F. D. Parker y P. Hanson. 1995. The bees (Apidae), pp. 650-691, en: Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Lavery, T. M. y R. C. Plowright. 1985. Comparative bionomics of temperate and tropical bumblebees with special reference to *Bombus ephippiatus* (Hymenoptera: Apidae). *The Canadian Entomologist* 117:467-474.
- Liévano, A., R. Ospina y G. Nates-Parra. 1994. Contribución al conocimiento de la taxonomía del género *Bombus* en Colombia (Hymenoptera: Apidae). *Trianea* 5:221-233.
- Mateus, S. y F. B. Noll. 2004. Predatory behavior in a necrophagous bee *Trigona hypogaea* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini). *Naturwissenschaften* 91:94-96.
- Melo, G. A. R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera) with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Natural History Museum, University of Kansas* 14:1-55.
- Menke, A. y F. Fernández. 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). *Revista de Biología Tropical* 44(2):1-68.
- Michener, C. D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 82:151-326.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Michener, C. D. 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the*

- Missouri Botanical Garden* 66:277-347.
- Michener, C. D. 1990a. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *The University of Kansas Science Bulletin* 54(4):75-164.
- Michener, C. D. 1990b. Reproduction and castes in social halictine bees, pp. 77-121, en: Engels, W. (ed.). *Social insects: An evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- Michener, C. D. 1995. Some genus-group names of bees. *Journal of the Kansas Entomological Society* 67:373-377.
- Michener, C. D. 2000a. *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Michener, C. D. 2000b. A high Andean subgenus and species of *Hylaeus* (Hymenoptera, Colletidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 73(1):1-5.
- Michener, C. D. 2002. The bee genus *Chilicola* in the Tropical Andes, with observations on nesting biology and a phylogenetic analysis of the subgenera (Hymenoptera, Colletidae, Xeromelissinae). *Natural History Museum University of Kansas* 26:1-47.
- Michener, C. D. y D. A. Grimaldi. 1988. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey. *American Museum Novitates* 2917:1-10.
- Michener, C. D., R. MacGinley y B. Danforth. 1994. *The bee genera of North and Central America*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Moure, J. S. 1989a. *Camargoia*, um novo gênero neotropical de Meliponinae. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Serie Zoologia* 5:71-78.
- Moure, J. S. 1989b. *Sakagamiella affabra* gen. n. e sp. n. de Meliponinae (Hymenoptera: Apidae) de Rondônia. *Revista Brasileira de Zoologia* 6:681-684.
- Moure, J. S., J. M. F. de Camargo y M. V. García. 1988. Uma nova espécie de *Leurotrigona* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Boletim Museo Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia* 4(2):145-154.
- Nates-Parra, G. y O. I. Cepeda. 1983. Comportamiento defensivo en algunas especies de Meliponinos colombianos (Hymenoptera: Meliponini). *Boletín Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia* 1(5):65-82.
- Nates-Parra, G. y D. Roubik. 1990. Sympatry among subspecies of *Melipona favosa* in Colombia and taxonomic revision. *Journal of Kansas Entomological Society* 63(1):200-203.
- Ospina, R. 1997. *Revisión de la morfología genital masculina de Eulaema* (Hymenoptera: Apidae). Manuscrito.
- Parra, G. 1990. Bionomía de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) del Occidente Colombiano. *Cespedesia* 57/58:77-116.
- Pedro, S. R. y J. M. Camargo. 1996-1997. A new species of *Partamona* (Hymenoptera: Apidae) endemic to eastern Panama and notes on *P. grandipennis*. *Revista de Biología Tropical* 44(3)/45(1):199-208.
- Raw, A. 1979. *Centris dirrhorda* (Anthophoridae), the bee visiting West Indian cherry flowers (*Malpighia punicifolia*). *Revista de Biología Tropical* 27(2):283-285.
- Roberts, R. B. 1973. Nest architecture and immature stages of the bee *Oxaea flavescens* and the status of *Oxaeidae*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 46:437-446.
- Roig-Alsina, A. 1991. Cladistic analysis of the Nomadinae s.str. with description of a new genus (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 64:23-37.
- Roig-Alsina, A. 1997. A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures. *Mitteilungen der München Entomologischen Gesellschaft* 87:3-21.
- Roig-Alsina, A. y C. Michener. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees. *University of Kansas Science Bulletin* 55:23-173.
- Roig-Alsina, A. y J. G. Rozen. 1994. Revision of the cleptoparasitic bee tribe Proteolini, including biologies and immature stages (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). *American Museum Novitates* 3099:1-27.
- Roubik, D. W. 1982. Obligate necrophagy in a social bee. *Science* 217:1059-1060.
- Roubik, D. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roubik, D., J. A. Lobo-Segura y J. M. F. de Camargo. 1997. New stingless bees genus endemic to Central America cloud forests: phylogenetic and biogeographic implications (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Systematic Entomology* 22:67-80.
- Rozen, J. G. 1973. Life history and immature stages of the bee *Neofidelia* (Hymenoptera, Fideiidae). *American Museum Novitates* 2519:1-14.
- Rozen, J. G. 2003. A new tribe, genus, and species of South American panurgine bee (Andrenidae, Panurginae), oligolectic on *Nolana* (Nolanaceae), pp. 93-108, en: Melo, G. A. R. y Alves-dos-Santos. *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. UNESCO, Criciúma.
- Rozen, J. G. y D. Yanega. 1999. Nesting biology and immature stages of the South American bee genus *Acamptopoeum* (Hymenoptera, Andrenidae, Panurginae). *University of Kansas, Natural History Museum Special Publication* 24:59-76.
- Rozen, J. G. y A. Ugarte-Peña. 2002. Notes on the seasonality, geographic distribution, and floreal preferences of the bee *Alocandrena porteri* (Hymenoptera, Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 72(3):335-338.
- Ruz, L. 2002. Bee pollinators introduced to Chile: A review, pp. 155-157, en: Kevan, P. G. y V. L. Imperatriz-Fonseca (eds.). *Pollinating bees: The conservation link between agriculture and nature*. Ministry of Environment, Brasília.
- Silveira, F., G. A. R. Melo y E. A. B. Almeida. 2002. *Abelhas brasileiras: Sistemática e identificação*. Belo Horizonte, Brasil.
- Smith-Pardo, A. 1999. *Abejas* (Hymenoptera: Apoidea) de la zona de influencia del embalse porce II (Antioquia, Colombia). Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Snelling, R. R. y R. W. Brooks. 1985. A review of the genera of cleptoparasitic bees of the tribe Ericrocini. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 369:1-34.
- Tepedino, V. 1981. The pollination efficiency of the squash bee

- (*Peponapis pruinosa*) and honey bee. *Annals of the American Entomological Society* 543(2):359-377.
- Thiele, R. 2002. Nesting biology and seasonality of *Duckeanthidium thielei* Michener (Hymenoptera: Megachilidae), an oligolectic rainforest bee. *Journal of the Kansas Entomological Society* 75(4):274-282.
- Velthuis, H. 1997. *Biologia das abelhas sem ferrão*. Universidade de São Paulo (Brasil) e Universidade de Utrecht (Holanda).
- Weislo, W. T. 1997. Behavioral environments of sweat bees (Hymenoptera: Halictinae) in relation to variability in social organization, pp. 316-332, en: Choe, J. C. y B. J. Crespi (eds.). *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weislo, W. T. 2000. Male territoriality and nesting behavior of *Calliopsis hondurasicus* Cockerell (Hymenoptera, Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 72(1):91-98.
- Westerkamp, C. 1991. Honeybees are poor pollinators-why? *Plant Systematics and Evolution* 177:71-75.
- Westerkamp, C. y G. Gottsberger. 2002. The costly crop pollination crisis, pp. 51-56, en: Kevan, P. G. y V. L. Imperatriz-Fonseca (eds.). *Pollinating bees: The conservation link between agriculture and nature*. Brasilia, Ministerio del Medio Ambiente.
- Wittmann, D. y B. Blochtein. 1995. Why males of leafcutter bees hold the female's antennae with their front legs during mating. *Apidologie* 26:181-195.
- Zillikens, A., J. Steiner, y Z. Mihalkó. 2001. Nests of *Augochlora (A.) esox* in bromeliads, a previously unknown site for sweat bees (Hymenoptera: Halictidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36(2):137-142.
- Zucchi, R., S. F. Sakagami y J. M. F. de Camargo. 1969. Biological observations on a Neotropical parasocial bee *Eulaema nigrata* with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *Journal of the Faculty Science, Hokkaido University. Serie Zoologia* 17(23):271-380.

Superfamilia Vespoidea

D. J. Brothers, A. T. Finnamore y F. Fernández

Diagnosis

Antena con 12 segmentos en la hembra y 13 en el macho (algunas veces números reducidos); pronoto con su ápice posterior lateral alcanza o excede la tégula, el margen posterior dorsal superficial a profundamente cóncavo, raramente en forma de U, con el lóbulo cubriendo el espiráculo escasamente desarrollado o sólo débilmente convexo y con los extremos lateral ventrales ampliamente separados; metapostnoto corto, transverso, fusionado con el propodeo,

algunas veces expuesto, sin que medialmente se expanda posteriormente; venación del ala bien desarrollada, usualmente con 9 o 10 celdas cerradas en el ala anterior y dos en el ala posterior (a veces menos); ala posterior generalmente con lóbulo juglar; esternos metasomales 1 y 2 separados frecuentemente por una constricción; hembras sin articulación dentro del gonocoxito 2, ovipositor oculto en reposo y modificado como aguijón; pelos plumosos usualmente ausentes; dimorfismo sexual ligero a extremo: machos macrópteros, rara vez braquípteros o ápteros; hembra usualmente macróptera, algunas veces micróptera o áptera.

Filogenia

Vespoidea es el grupo hermano de Apoidea (Brothers 1975; Brothers y Carpenter 1993). En ambas superfamilias el plan básico es de hembras con 12 y machos con 13 segmentos antenales, y de hembras con el séptimo segmento del metasoma oculto (Brothers 1999). Se carece de sinapomorfias contundentes para la superfamilia: Brothers y Carpenter (1993) sugieren reducción en el prepecto (característica también presente en Chrysididae) y reducción en la pubescencia de la hipofaringe (reversión en Pompilidae y Rhopalosomatidae). El Capítulo 3 muestra una de las propuestas más recientes en filogenia de las familias de Vespoidea (Brothers 1999) con Sierolomorphidae como grupo basal y dos grandes nodos. Uno de estos comprende a tífidos, pompílidos, mutílidos y sapígidos; el segundo nodo agrupa bradynobénidos, hormigas, escólididos y véspidos. La posición de Rhopalosomatidae ha variado, desde ser el grupo hermano de Pompilidae hasta aparecer como familia distante en el segundo nodo.

Taxonomía

Vespoidea comprende 10 familias y alrededor de 50.000 especies descritas en el mundo. Todas las familias se encuentran también en la Región Neotropical, con unos 2.500 géneros y alrededor de 24.000 especies descritas (Fernández 2002). Sierolomorphidae es el grupo basal en la superfamilia (biología desconocida) con unas pocas especies en Mesoamérica (Evans 1961) hasta Panamá.

Rhopalosomatidae con alrededor de 20 especies neotropicales descritas (Townes 1977) parasita grillos. Bradynobaenidae es de biología desconocida (15 especies descritas para la Región Neotropical: Genise 1986; Quintero y Rodríguez 1990). Las hormigas (Formicidae) son uno de los grupos de himenópteros (y de insectos) más comunes con unas 3.100 especies descritas en el Neotrópico (Fernández 2003). Vespidae comprende a las avispas «alfareras», las eumeninas, y las «papeleras» con formas sociales (Carpenter 1982). A su vez, Scoliidae es una pequeña familia que ataca larvas de

lamellicornios (Coleoptera) (Bradley 1945).

Tiphidae comprende avispa ectoparásitas de insectos del suelo (Kimsey 1991). Los Pompilidae cazan arañas y comprenden alrededor de 800 especies en la región (Fernández 2000). En Mutillidae, las «avispa afelpadas», principalmente parasitoides de otros himenópteros aculeados, han sido descritas alrededor de 1.500 especies neotropicales (Nonveiller 1990). La familia Sapygidae, avispas parasitoides de otros himenópteros, es muy pobremente conocida (Pate 1947).

Biología y distribución

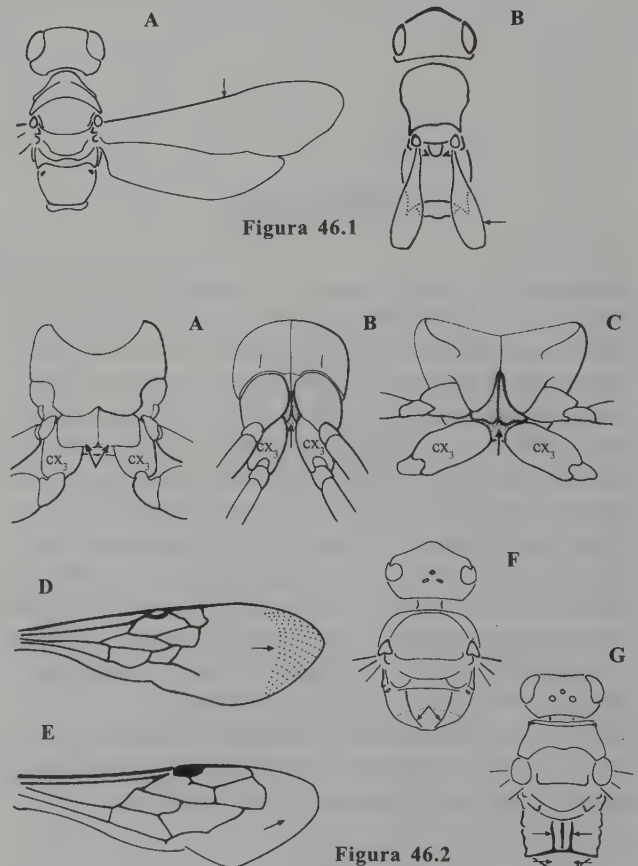
Los vespoideos comprenden especies con un gran espectro de formas de vida, desde estrictamente idiobiontes ectoparásitas solitarias, comunales, semisociales hasta sociales. La mayoría de familias comprenden formas solitarias, en las que la hembra busca activamente presas a las que somete con su aguijón, para luego colocar un huevo del cual nace una larva cuyo alimento es la misma presa, viva pero indefensa. En

algunos casos la víctima queda en el mismo sitio en que habita (como las larvas de escarabajos tigre atacadas en sus madrigueras por avispas tífidas), o es trasladada a otro sitio (varios géneros de avispas cazadoras de arañas). En algunos casos las hembras construyen nidos nuevos (algunos véspidos) o sólo modifican nidos preexistentes (algunos véspidos). Las presas son muy variables, principalmente arañas e insectos holometábolos, tanto en formas inmaduras como adultas. En algunos grupos (por ejemplo en Pompilidae) se han desarrollado cleptoparásitos, especializados en robar las presas de otras avispas. Algunas especies nidifican en comunidades con cierta asociación (por ejemplo avispas Ageniellini) aunque sin comportamiento cooperativo claro. En algunos véspidos, y en todas las hormigas, se ha desarrollado el comportamiento social, con hembras fértiles que monopolizan la puesta de huevos, acompañadas de hembras infértiles que trabajan cooperativamente en el cuidado, mantenimiento y crecimiento del nido.

Excepto por Sierolomorphidae (conocida de México y Mesoamérica), todas las familias se encuentran en toda la Región. Bradynobaenidae tiende a estar más escasamente representada en la franja tropical de Sudamérica.

Clave para las familias neotropicales de Vespoidea

- 1 Alas desarrolladas (ala anterior al menos tan larga como el mesosoma) (Figura 46.1A) 2
- Alas ausentes o cortas (ala anterior más corta que el mesosoma) (Figura 46.1B) 18
- 2(1) Metacoxas (cx3) ampliamente separadas (raramente no) por un metasterno ancho y plano, al mismo nivel del mesosterno, parcialmente cubiertas en la base por una lámina amplia (Figura 46.2A); alas arrugadas longitudinalmente en la parte apical (Figura 46.2D); propodeo dividido en tres partes por dos surcos longitudinales que atraviesan el disco y la parte en declive (Figura 46.2F) **Scoliidae**
- Metacoxas (cx3) casi contiguas, no cubiertas por láminas (Figura 46.2B); metasterno no se expande posterior y basalmente, no es ancho ni (usualmente) al mismo nivel que el mesosterno (Figura 46.2C); alas no arrugadas longitudinalmente en la parte apical, aunque la superficie sea algunas veces irregular (Figura 46.2E); propodeo sin 2 surcos longitudinales que atraviesan el disco y la parte en declive (Figura 46.2G) 3
- 3(2) Mesosterno se expande posterior y medialmente como un par de pequeñas láminas que se superponen a las bases de las mesocoxas (cx2) (Figura 46.3A); ala posterior siempre con lóbulo jugal (Figura 46.3C) 4
- Mesosterno no se expande posterior y medialmente sobre las bases de las mesocoxas (cx2) (Figura 46.3B), aunque



algunas veces presentan márgenes agudas; ala posterior algunas veces sin lóbulo jugal (Figura 46.3D), usualmente con lóbulo 5

- 4(3) Antena con sedas parecidas a espinas en al menos los flagelómeros 5 y 6, como mucho 1 a 6 (Figura 46.4A, a); ojo con el margen interno notablemente escotado (Figura 46.4A, b); macho con el último esterno metasomal visible simple y expuesto, no en forma de espina apical (Figura 46.4C) algunos **Rhopalosomatidae**
- Antena sin sedas parecidas a espinas (Figura 46.4B, aa); ojo con el margen interno convexo o suavemente sinuoso (Figura 46.4B, bb), si emarginado muy ampliamente; macho con el último esterno metasomal visible normalmente en forma de espina apical, frecuentemente curvado hacia arriba como un gancho (Figura 46.4D), a veces simple u oculto en parte mayoría de **Tiphiidae**

- 5(3) Primer segmento metasomal en forma de nodo, en vista lateral con el tergo expandido en el medio y más o menos con abrupta constricción en ambos extremos (Figuras 46.5A, B, C, D, E, F); segundo segmento metasomal algunas veces en forma de nodo o con claras constricciones dorsal y ventral entre los segmentos 2 y 3 y usualmente sin constricción en los siguientes segmentos (Figuras 46.5D, E, F) 6
- Metasoma sin segmentos nodiformes; primer tergo en vista lateral sin abruptas constricciones apicales (Figura 46.5G), aunque algunas veces puede estar ensanchado en la parte media y/o el tergo 2 algunas veces puede estrecharse anteriormente; sin constricción entre los tergos metasomales 2 y 3 (Figura 46.5G), pero, si hay constricción, entonces hay otras también presentes en los siguientes segmentos 12

- 6(5) Segundo tergo metasomal y/o esterno lateralmente con línea de felpa (*felt line*) compuesta por sedas densas recumbentes, o con un surco profundo lateral longitudinal (Figuras 46.6A, B) 7
- Segundo tergo metasomal y esterno sin líneas de felpa y sin surcos profundos laterales (Figura 46.6C) 8

- 7(6) Metasterno en gran parte oculto, sin proyección anterior, con una fuerte depresión anterior y media para acomodar las mesocoxas (cx2) contiguas (Figura 46.7A); metasoma con el último esterno visible simple, bilobulado, o emarginado apicalmente, no en forma de gancho (Figura 46.7C, b); ala posterior sin lóbulo jugal (Figura 46.7E); segundo esterno metasomal frecuentemente con las líneas de felpa (*felt lines*) (Figura 46.7C, d) ... algunos machos de **Mutillidae**
- Metasterno claramente proyectado anteriormente entre las mesocoxas (cx2) separadas (Figura 46.7B), no del todo deprimido; metasoma con el último esterno visible usual-

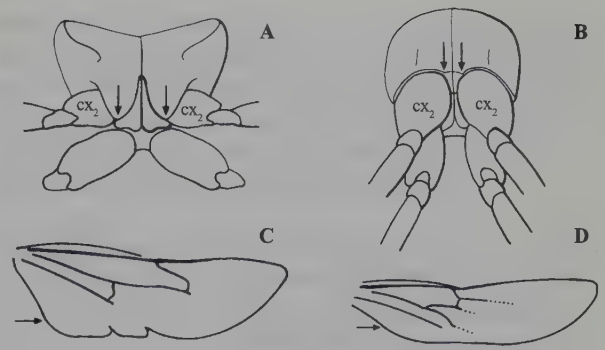


Figura 46.3

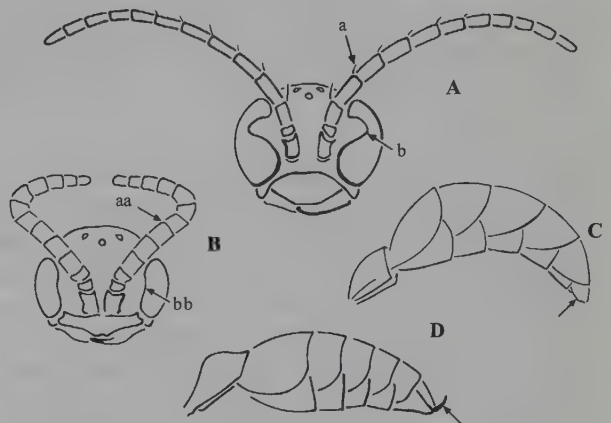


Figura 46.4

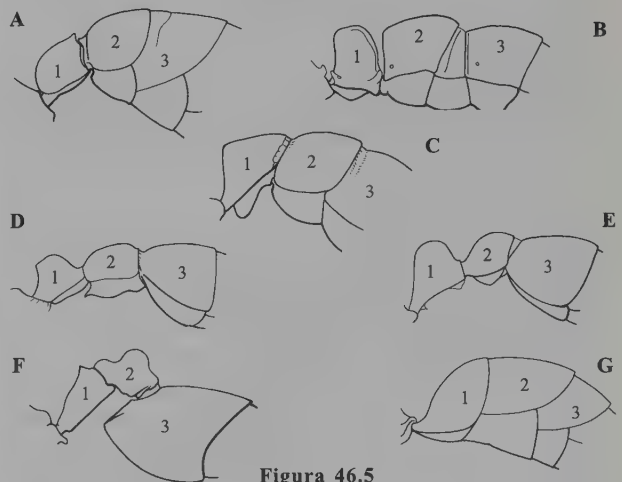


Figura 46.5

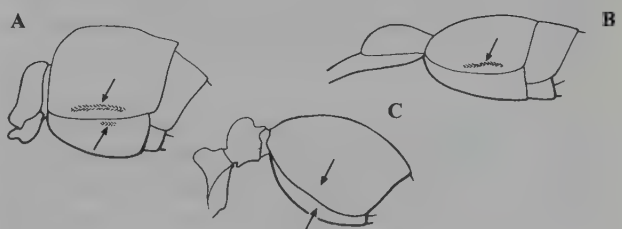


Figura 46.6

mente formando un gancho medio, dirigido hacia arriba (Figura 46.7D, bb), esterno algunas veces simple; ala posterior usualmente con lóbulo jugal (Figura 46.7F), aunque algunas veces ausente; segundo esterno metasomal sin las líneas de felpa (*felt lines*) (Figura 46.7D, dd) algunos machos de **Bradynobaenidae**

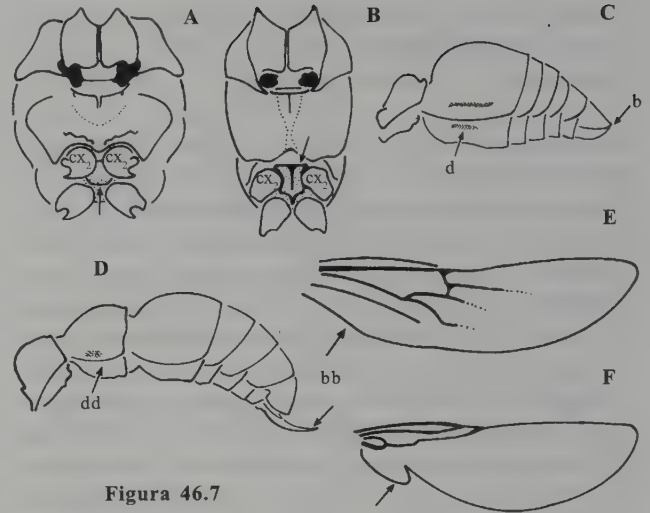


Figura 46.7

- 8(6) Último esterno metasomal visible, forma un gancho dirigido hacia arriba (Figura 46.8A); metasoma predominantemente cilíndrico, al menos dos veces más largo y más delgado que el mesosoma unos pocos machos de **Tiphiidae**
- Último esterno metasomal visible usualmente simple, nunca forma un gancho dirigido hacia arriba (Figura 46.8B); metasoma muy raramente cilíndrico, usualmente menos de dos veces más largo que el mesosoma, y al menos tan ancho como éste 9

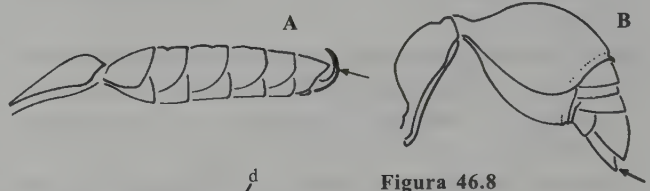


Figura 46.8

- 9(8) Pronoto con el ápice posterior lateral claramente angulado o rectangular, extendido ligeramente arriba y más allá del margen anterior de la tégula (tg) (Figura 46.9A, a); ala anterior con la primera celda discal (1D) al menos tan larga como la sub-basal (SB) (Figura 46.9C), rara vez más corta; ala anterior usualmente plegada longitudinalmente, raras veces plana; ojo con margen interno notoriamente emarginado, raramente con una sinuosidad simple (Figura 46.9A, d) unos pocos **Vespidae**
- Pronoto con el ápice posterior lateral usualmente redondeado o trunco, no se extiende más allá del margen anterior de la tégula (tg) (Figura 46.9B, aa); ala anterior con la primera celda discal (1D) mucho más corta que la sub-basal (SB) (Figura 46.9D); ala anterior plana, no plegada longitudinalmente; ojo con margen interno usualmente convexo o ligeramente sinuado (Figura 46.9B, dd), raramente con una emarginación notoria 10

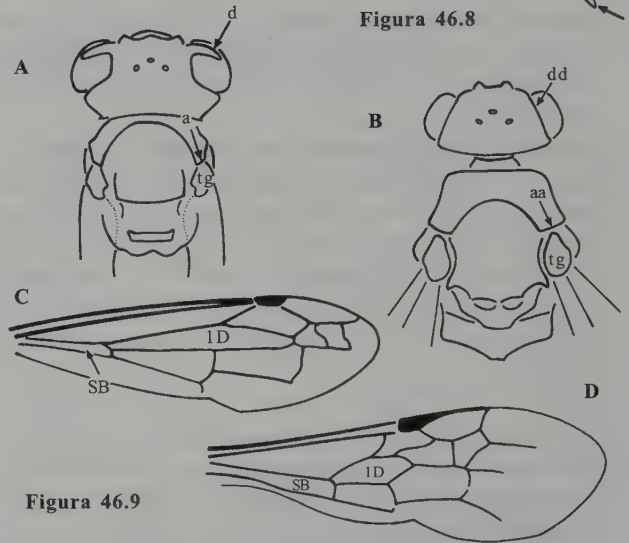


Figura 46.9

- 10(9) Escapo con la radícula insertada en ángulo recto con el eje del escapo y usualmente oculto en la depresión basal de éste (Figura 46.10A); ala anterior usualmente con tres celdas submarginales cerradas (SM) (Figura 46.10C), algunas veces la tercera con las venas en traza unos pocos machos de **Mutillidae**
- Escapo con la radícula escasamente desviada del eje del escapo y no oculto en la base del mismo (Figura 46.10B); ala anterior con dos o menos celdas submarginales cerradas (SM) (Figura 46.10D), la segunda muy raramente subdividida 11

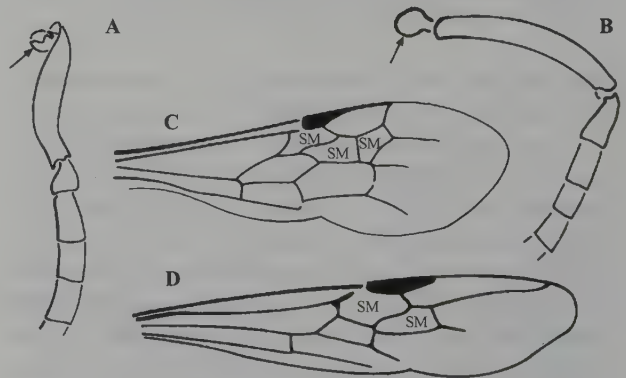


Figura 46.10

- 11(10) Primer segmento metasomal fuertemente nodiforme, con constricción posterior clara, raramente débil, en el tergo (Figura 46.11A); segundo segmento metasomal algunas veces en forma de nodo o con constricciones conspicuas dorsal y ventral entre los segmentos 2 y 3 (Figura

46.11B); pronoto con el margen posterior dorsal usualmente con una concavidad profunda y longitud de la superficie dorsal (excepto la pestaña anterior) usualmente menos de un tercio de la longitud del mesoscuto (Figura 46.11D), aunque algunas veces el margen posterior dorsal del pronoto con una concavidad superficial y la superficie dorsal más larga; antena de la hembra acodada entre el escapo y el pedicelo, escapo más de cinco veces más largo que ancho (Figura 46.11F) algunos **Formicidae**

- Primer segmento metasomal escasamente nodiforme con el tergo débilmente angostado posteriormente (Figura 46.11C, aa); segmentos metasomales 2 y 3 sin constricción (Figura 46.11C, bb); margen posterior del pronoto con una concavidad superficial, con la longitud de la superficie dorsal más de la mitad de la del mesoscuto (Figura 46.11E); antena de la hembra no acodada entre el escapo y el pedicelo, escapo menos de tres veces más largo que ancho (Figura 46.11G) unos pocos **Sierolomorphidae**

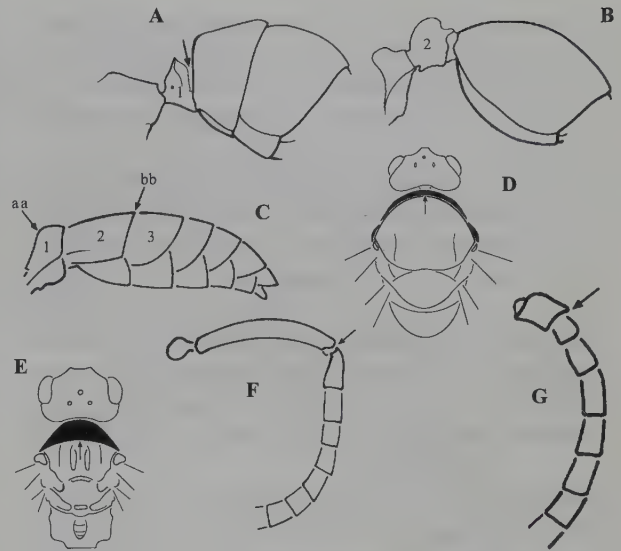


Figura 46.11

12(5) Tergo metasomal 2 y/o el esterno 2 lateralmente con línea de felpa de sedas densas recumbentes (*felt line*) o con surco profundo longitudinal, algunas veces no muy evidente por la presencia de pelos; si el surco es poco profundo e inconspicuo, entonces está separado del margen anterior y es más corto que el esclerito (Figura 46.12A, B); último esterno metasomal visible algunas veces apicalmente con tres espinas, aunque usualmente simple; ala anterior algunas veces sin celdas marginal y submarginales, aunque usualmente estas están presentes y bien definidas 13

- Tergo metasomal 2 y/o el esterno 2 sin línea de felpa (*felt line*) ni surco profundo longitudinal (Figura 46.12C); si hay un surco fino presente entonces se extiende desde el margen anterior hasta cubrir casi toda la longitud del esclerito (Figura 46.12D); último esterno metasomal usualmente simple, nunca con tres espinas en la parte apical; ala anterior con las celdas marginal y/o submarginales bien definidas 14

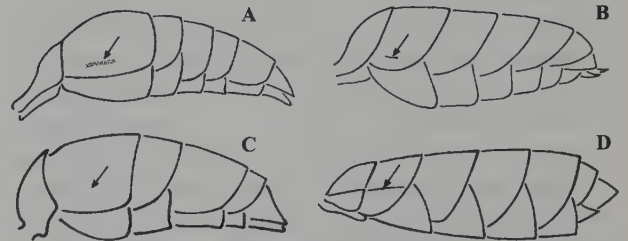


Figura 46.12

13(12) Metasterno en su mayor parte oculto, no proyectado anteriormente, con una fuerte depresión anterior y media para acomodar las mesocoxas contiguas (Figura 46.13A); metasoma con el último esterno visible simple o con emarginación apical, raramente con 2 espinas débiles, nunca con un gancho medio o 3 espinas (Figura 46.13E, b); segundo esterno metasomal algunas veces con, pero usualmente sin línea de felpa (*felt line*) (Figura 46.13E, a); ala posterior sin lóbulo jugal (Figura 46.13C); muchos machos de **Mutillidae**

- Metasterno conspicuo y ligeramente proyectado anteriormente entre las mesocoxas separadas, no del todo con depresión (Figura 46.13B); metasoma con el último esterno visible usualmente con un gancho medio o con 3 espinas

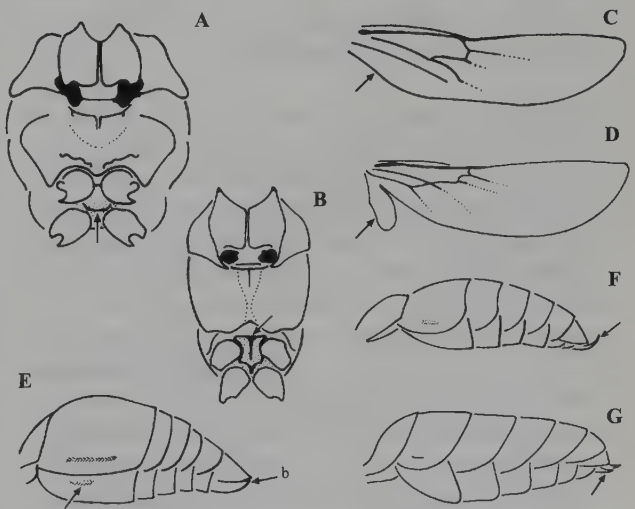


Figura 46.13

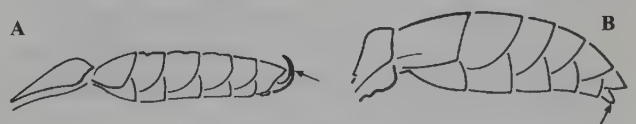


Figura 46.14

(Figura 46.13F,G), algunas veces simple; segundo esterno metasomal sin línea de felpa (*felt line*) (Figura 46.13F, G); ala posterior usualmente con lóbulo jugal (Figura 46.13D) algunos machos de **Bradyobaenidae**

14(12) Último esterno metasomal visible forma un gancho ligeramente curvo hacia arriba (Figura 46.14A); metasoma predominantemente cilíndrico, al menos dos veces más largo y delgado que el mesosoma pocos machos de **Tiphiidae**

- Último esterno metasomal visible usualmente simple, nunca forma un gancho (Figura 46.14B); metasoma muy raramente cilíndrico, usualmente menos de dos veces la longitud del mesosoma y al menos tan ancho como el mesosoma **15**

15(14) Pronoto con el ápice posterior lateral claramente angulado o rectangular, extendido ligeramente por encima y más allá del margen anterior de la tégula (Figura 46.15A, a); ala anterior con la primera celda discal (1D) al menos tan larga como la sub-basal (SB), raramente más corta (Figura 46.15C); ala anterior por lo general plegada longitudinalmente, algunas veces plana; ojo con el margen interno notoriamente emarginado, rara vez con sólo el margen sinuado (Figura 46.15A, d) muchos **Vespidae**

- Pronoto con el ápice posterior lateral usualmente redondeado o trunco, extendido no más allá del margen anterior de la tégula (Figura 46.15B, aa); ala anterior con la primera celda discal (1D) mucho más corta que la sub-basal (SB) (Figura 46.15D); ala anterior plana, pocas veces plegada longitudinalmente; ojo con el margen interno usualmente convexo o suavemente sinuado (Figura 46.15B, dd), muy rara vez con emarginación evidente **16**

16(15) Mesepisterno con un surco oblicuo atravesando el esclerito (Figura 46.16A), surco rara vez ausente; pata posterior con el espolón tibial interno provisto de un penacho o fila de sedas finas en posición basal, asociadas con una región muy sedosa en la base del tarsómero 1 (Figura 46.16 C); patas por lo general notablemente largas, delgadas, con el ápice de la metatibia frecuentemente excediendo el ápice del metasoma; ala posterior con lóbulo jugal (Figura 46.16E) mayoría de **Pompilidae**

- Mesepisterno sin un surco oblicuo atravesando el esclerito, algunas veces con depresiones u hoyuelos (Figura 46.16B); pata posterior con el espolón tibial interno sin penachos o filas basales de sedas, aunque todo el espolón pueda tener sedas finas; tarsómero 1 más o menos uniformemente sedoso, sin áreas definidas de pelos en forma de brocha (Figura 46.16D); patas no notablemente largas, conspicuas, con el ápice de la metatibia no excediendo el ápice del metasoma; ala posterior algunas veces sin lóbulo jugal (Figura 46.16F) **17**

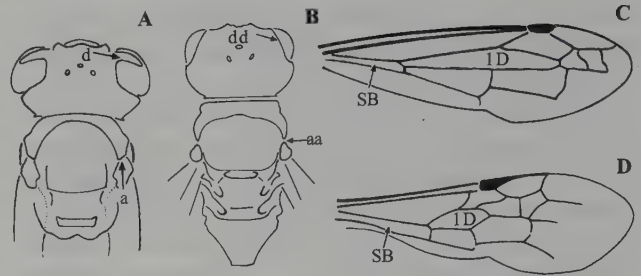


Figura 46.15

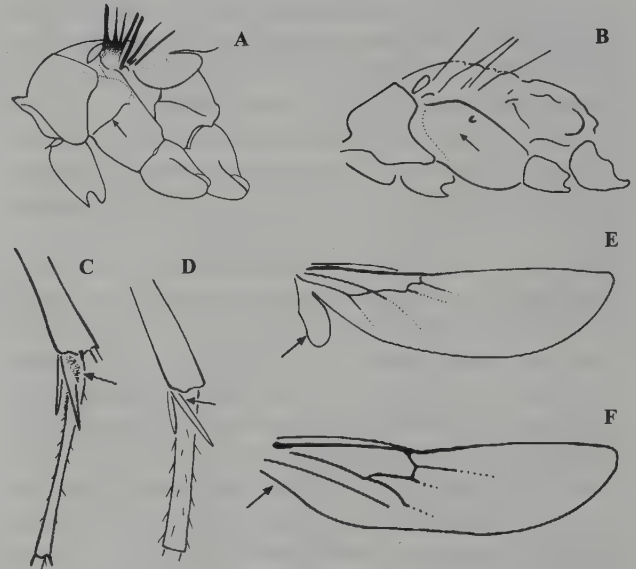


Figura 46.16

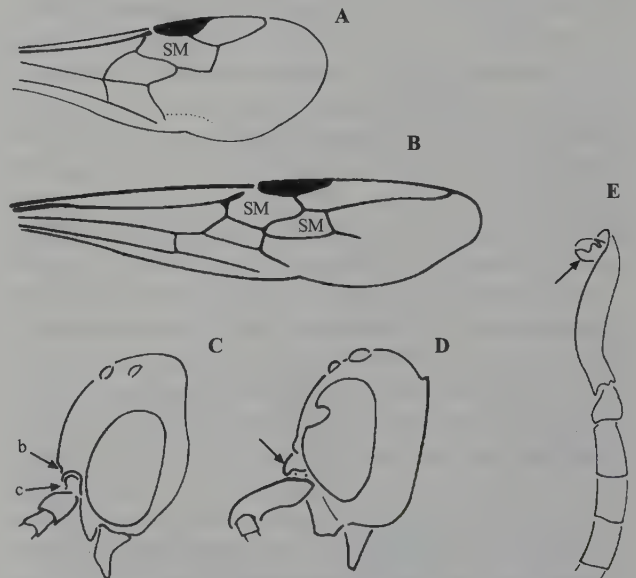


Figura 46.17

17(16) Ala anterior con una celda submarginal (SM) bien definida, rectangular y del mismo ancho apical y basal (Figura 46.17A); tórulo sobre la superficie inferior de una ligera inflamación media de la frente, sin estar parcialmente oculto bajo carenas transversas bien definidas o tubérculos laminados (Figura 46.17C, b); radícula escasamente desviada del eje del escapo, no oculta en la base del mismo (Figura 46.17C, c); cuerpo con débil escultura, en gran parte liso muchos **Sierolomorphidae**

- Ala anterior con dos o más celdas submarginales bien definidas (Figura 46.17B); tórulo parcialmente oculto bajo una carena transversa bien definida o un tubérculo laminado (Figura 46.17D); radícula notoriamente desviada del eje del escapo y frecuentemente oculta en la depresión basal del mismo (Figura 46.17E); cuerpo fuertemente esculturado, en su mayoría opaco **Sapygidae**

18(1) Mesosterno se expande posterior y medialmente como un par de láminas pequeñas que ocultan (en vista ventral) las bases de las mesocoxas (Figura 46.18A) **19**

- Mesosterno no se expande posterior y medialmente sobre las bases de las mesocoxas (Figura 46.18B) **20**

19(18) Cabeza con toda la superficie posterior cóncava; vértice y gena con una carena continua que los bordea posteriormente (Figura 46.19A, a); prófemur fuertemente ensanchado, más grueso que los otros fémures (Figura 46.19C); mesotórax más angosto que el protórax (Figura 46.19A, c) algunos **Rhopalosomatidae**

- Cabeza con toda la superficie posterior convexa o plana; vértice y gena sin carena continua posterior (Figura 46.19B, aa); prófemur no ensanchado, no más grueso que los otros fémures (Figura 46.19D); mesotórax usualmente más ancho que el protórax (Figura 46.19B, cc) algunas hembras de **Tiphiidae**

20(18) Segundo tergo metasomal y/o esterno 2 lateralmente con un surco longitudinal profundo, o con líneas de felpa de sedas recumbentes (*felt lines*), o con hoyuelos de felpa, algunas veces estas estructuras indistinguibles, si el surco es superficial e inconspicuo entonces está separado del margen anterior y es más corto que el esclerito (Figura 46.20A, B); mesocoxas algunas veces claramente separadas por una extensión anterior del metasterno (Figura 46.20D), aunque frecuentemente están contiguas **21**

- Segundo tergo metasomal y esterno 2 lateralmente sin surco longitudinal profundo, sin líneas de felpa, y sin hoyuelos (Figura 46.20C), si el surco está presente entonces se extiende desde el margen anterior hasta casi toda la extensión del esclerito; mesocoxas contiguas, no claramente separadas por una extensión anterior del metasterno (Figura 46.20E) **22**

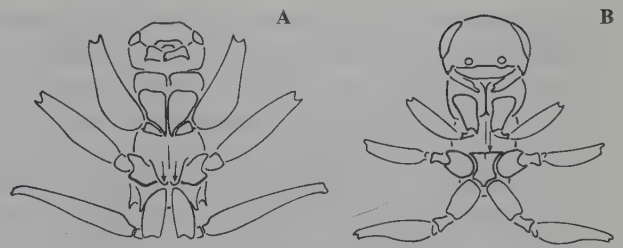


Figura 46.18

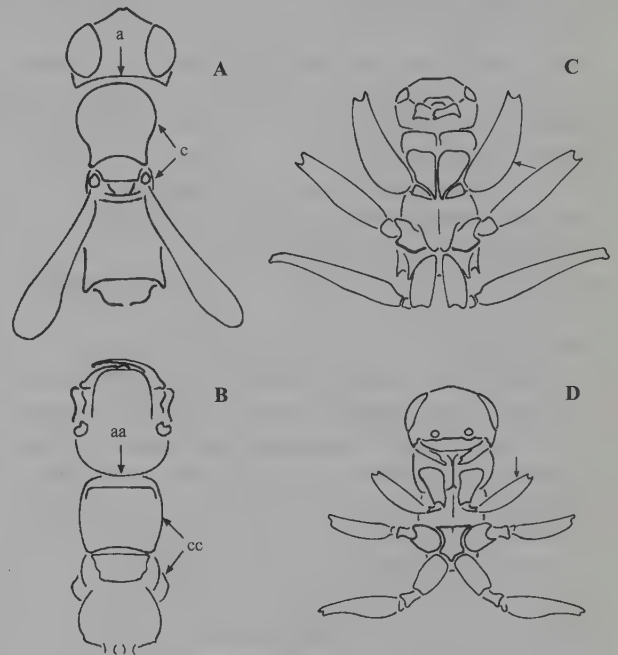


Figura 46.19

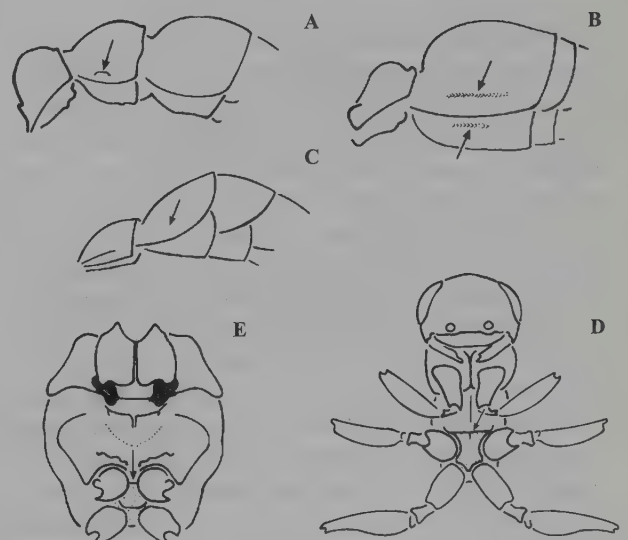


Figura 46.20

- 21(20)** Metasterno conspicuo, extendido anteriormente entre las mesocoxas separadas y no del todo deprimido (Figura 46.21A); pronoto movable, articulándose con el mesotórax por una sutura evidente, y con la margen posterior dorsal recta o sólo ligeramente cóncava (Figura 46.21C, b); longitud del pronoto (medida en la parte media y excluyendo el reborde anterior), al menos dos tercios de la longitud dorsal del mesonoto y el propodeo fusionados (Figura 46.21C, c) ... hembras de **Bradynobaenidae**
- Metasterno en su mayor parte oculto, no extendido anteriormente aunque con una notoria depresión anterior media para acomodar las mesocoxas contiguas (Figura 46.21B); pronoto usualmente fusionado con el mesotórax, algunas veces con una sutura que marca un margen posterior lateral cóncavo (Figura 46.21D, bb); longitud del pronoto (medida en la parte media y excluyendo el reborde anterior), menos de un tercio de la longitud dorsal del mesonoto y el propodeo (Figura 46.21D, cc), aunque usualmente indeterminada debido a la fusión de estas partes algunos **Mutillidae**

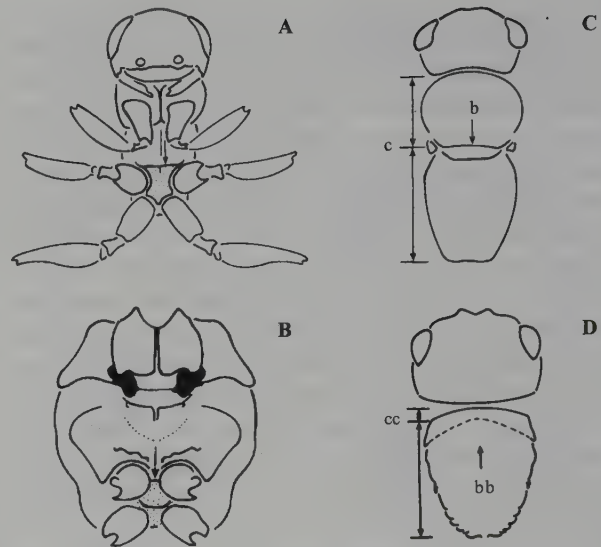


Figura 46.21

- 22(20)** Metasoma con el primer segmento nodiforme, en vista lateral primer tergo expandido en la parte media y más o menos con abruptas constricciones en ambos extremos (Figura 46.22A, B, a); segundo segmento metasomal algunas veces en forma de nodo o con claras constricciones dorsal y ventral entre los segmentos 2 y 3 (Figura 46.22B, b) **23**
- Metasoma sin segmentos nodiformes, en vista lateral primer tergo sin abruptas constricciones en ambos extremos (Figura 46.22C, aa), aunque algunas veces ensanchado en la mitad y/o tergo 2 algunas veces con constricción anterior; sin constricción entre los segmentos metasomales 2 y 3 (Figura 46.22C, bb) **24**

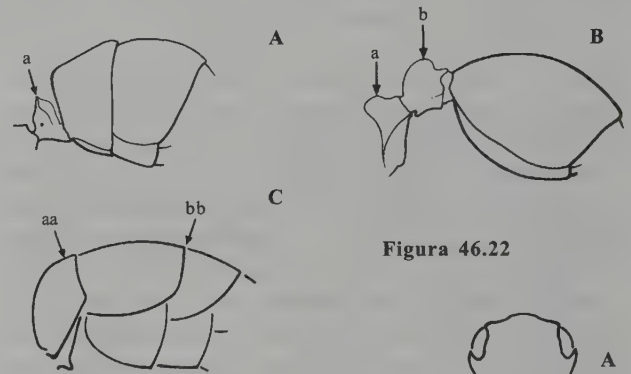


Figura 46.22

- 23(22)** Radícula sin desviarse mucho del eje del escapo, no oculta por la depresión basal de este (Figura 46.23A, a); longitud del escapo más de cinco veces el ancho (Figura 46.23A, b); segundo segmento metasomal (postpecíolo) algunas veces nodiforme o con claras constricciones dorsal y ventral entre los segmentos 2 y 3; sutura entre el mesonoto y metanoto algunas veces evidente, pero frecuentemente no; espolón tibial interno de la pata posterior con un fino peine dorsal, asociado a una escotadura sedosa en la base del tarso; glándula metapleural presente (hembras y obreras), rara vez secundariamente ausente muchos **Formicidae**
- Radícula perpendicular al eje del escapo, usualmente oculta en la depresión basal de este (Figura 46.23B, aa); escapo menos de cuatro veces más largo que ancho (Figura 46.23B, bb); segundo segmento metasomal sin constricción dorsal clara; sin sutura evidente entre el mesonoto y metanoto; espolón tibial interno de la pata posterior sin

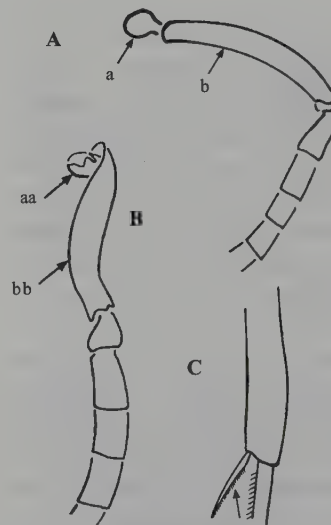


Figura 46.23

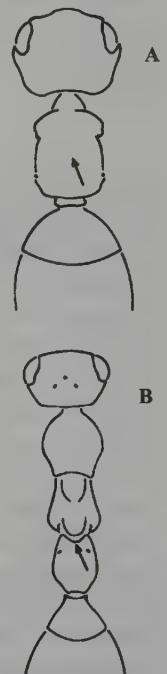


Figura 46.24

un fino peine dorsal, aunque algunas veces con un peine en forma de sierra en vista lateral y sin escotadura en la base del tarso (Figura 46.23C); glándula metapleurales ausente pocas hembras de **Mutillidae**

24(22) Sutura entre metanoto y mesonoto no evidente (Figura 46.24A); dorso del mesosoma involucra una región distinta (Figura 46.24A); mesosoma usualmente menos de dos veces tan largo como ancho; pata posterior con el espolón tibial interno dorsalmente no en forma de peine o brocha, pero con frecuencia en forma de sierra lateral-

mente, y sin escotadura o un área en forma de brocha hacia la base del tarso pocas hembras de **Mutillidae**

- Sutura entre metanoto y mesonoto evidente (Figura 46.24B), frecuentemente móvil; dorso del mesosoma involucra tres regiones distintas (Figura 46.24B), raramente dos; mesosoma usualmente alargado, frecuentemente al menos tres veces más largo que ancho; pata posterior con el espolón tibial interno dorsalmente en forma de fino peine o brocha, en asociación con una escotadura sedosa o en forma de brocha hacia la base del tarso pocas hembras de **Tiphiidae**

Literatura citada

- Bradley, J. C. 1945. The Scoliidæ (Hymenoptera) of northern South America, with especial reference to Venezuela. I. The genus *Campsomeris*. *Boletín de Entomología Venezolana* 4(1):1-36.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-302.
- Carpenter, J. M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 7:11-38.
- Evans, H. E. 1961. A preliminary review of the Nearctic species of *Sierolomorpha* (Hymenoptera). *Breviora* 140:1-12.
- Fernández, F. 2000. Avispas cazadoras de arañas (Hymenoptera: Pompilidae) de la Región Neotropical. *Biota Colombiana* 1(1):4-36.
- Fernández, F. 2002. Filogenia y sistemática de los himenópteros con aguijón en la Región Neotropical (Hymenoptera: Vespomorpha), pp. 101-138, en: Costa, C., S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (eds.). *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PRIBES 2002*. Vol. 2. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España.
- Fernández, F. (ed). 2003. *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Genise, J. F. 1986. Las Bradynobaenidae y algunas modificaciones a la clasificación general de Hymenoptera Aculeata. *Physis C* 44:39-53.
- Kimsey, L. S. 1991. Relationships among the tephritid wasp subfamilies (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 16:427-438.
- Nonveiller, G. 1990. Catalogue of the Mutillidae, Myrmecidae and Bradynobaenidae of the Neotropical Region including Mexico (Insecta: Hymenoptera). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 18*. SPB Academic Publishing, Netherlands.
- Pate, V. S. L. 1947. Neotropical Sapygidae with a conspectus of the family (Hymenoptera, Aculeata). *Acta Zoologica Lilloana* 4:393-426.
- Quintero, D. y R. Rodríguez. 1990. New species of *Typhoctes* from Panama (Hymenoptera: Typhoctidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83(1):30-35.
- Townes, H. 1977. A revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 15(1):1-34.

CAPÍTULO 47

Familia Sierolomorphidae

D. J. Brothers y C. E. Sarmiento

Diagnosis

Entre 3.5 y 6 mm de longitud; cuerpo negro brillante; anillo dorsal de la fosa antenal simple; antenas insertadas en la parte inferior del rostro; frente hinchada arriba de las fosas antenales; margen interno de los ojos recto o levemente sinuoso; alas anteriores con siete celdas cerradas, venas 2rs-m y 2m-cu ausentes o nunca como venas verdaderas; pterostigma grande y esclerotizado; alas posteriores sin lóbulos jugal o claval distintivos; las hembras de algunas especies pueden tener alas reducidas o totalmente ausentes; tanto las coxas anteriores como las posteriores son contiguas; metacoxa con una suave carena dorsal longitudinal; metasoma no

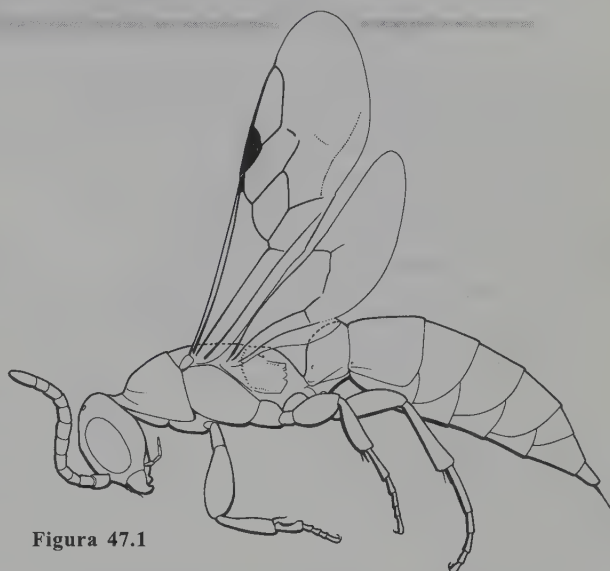


Figura 47.1

peciolado; esterno metasomal I claramente delimitado del esterno metasomal II por una constricción (Brothers y Finnamore 1993; Hanson 1993) (Figura 47.1).

Clasificación y distribución

Según el estudio de Brothers y Carpenter (1993) y Brothers (1999), esta familia es el grupo hermano del resto de las familias de Vespoidea.

En el Neotrópico, Sierolomorphidae consta del género *Sierolomorpha* con siete especies descritas (Hanson 1993); el género ha sido revisado por Evans (1961) para el Neártico, y ha sido registrado desde Canadá hasta Panamá.

Varios trabajos mencionan especies neotropicales sin describir (Evans 1961; Brothers y Finnamore 1993). En Costa

Rica se han registrado dos especies, *S. similis* y una especie sin describir.

Biología

No hay datos concretos sobre la biología de este grupo pero por su posición filogenética se presume que pueden ser parasitoides de larvas de coleópteros que viven en lugares protegidos (Hanson 1993). *S. similis* ha sido capturado con mayor frecuencia en bosques secos jóvenes (7 años) de Costa Rica durante la segunda mitad del año (Hanson 1993).

Sinopsis del género *Sierolomorpha*

En el Nuevo Mundo, este género presenta siete especies a saber: *S. apache* Evans 1961, *S. barri* Miller 1986, *S. bicolor*

Evans 1961, *S. brevicornis* Evans 1961, *S. canadensis* Provancher 1888, *S. nigrescens* Evans 1961, y *S. similis* Evans 1961 (Evans 1961; Miller 1986). *S. similis* es la única especie descrita que ha sido registrada en el Neotrópico (Hanson 1993).

Literatura citada

- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-302.
- Brothers, D. y A. Finnamore. 1993. Sierolomorphidae, p. 202, en: Goulet, H. y J. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Agriculture Canada. Ottawa.
- Evans, H. 1961. A preliminary review of the Nearctic species of *Sierolomorpha* (Hymenoptera). *Breviora* 140:1-12.
- Hanson, P. 1993. Sierolomorphidae, pp. 512-514, en: Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- Miller, T. D. 1986. New species of the genus *Sierolomorpha* from New Mexico (Hymenoptera: Sierolomorphidae). *Pan Pacific Entomologist* 62(2):121-123.

CAPÍTULO 48

Familia Rhopalosomatidae

C. E. Sarmiento

Diagnosis

Cuerpo de entre 3 y 20 mm de longitud. Anillo dorsal del torulus simple; antenas con 12 o 13 segmentos, frecuentemente dos o más flagelómeros antenales tienen una o dos espinas apicales; clípeo concavo apicalmente; expansiones mesosternales cubriendo parcialmente la base de las mesocoxas; metacoxas contiguas; en las especies macrópteras los ojos están fuertemente emarginados a la altura de la fosa antenal, la celda costal del ala anterior prácticamente ausente con excepción del sector cerca de la tégula, el ala posterior tiene los lóbulos jugal y anal claramente demarcados; en las especies braquípteras el ala anterior apenas alcanza la base del metasoma y el ala posterior se reduce a una

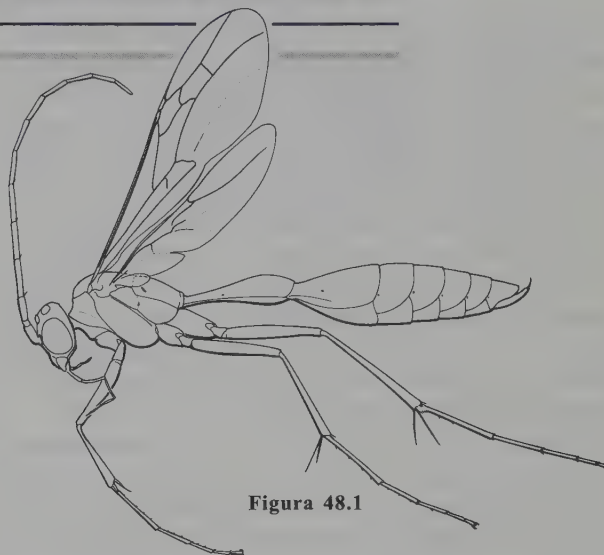


Figura 48.1

estructura similar a una seta; espina posterior de la metatibia modificada como un calcar; pequeña constricción entre los segmentos TI y TII; fórmula de las espinas tibiales 1:2:2; hembras con los tarsos 2 o 3 a 4 o 5 ensanchados y cóncavos en la parte inferior; garras tarsales bífidas (Brothers y Finnamore 1993) (Figura 48.1).

Clasificación y distribución

Los más recientes estudios indican que la familia es el taxón hermano del clado conformado por las familias Bradynobaenidae-Formicidae-Scoliidae-Vespidae (Brothers y Carpenter 1993). Rhopalosomatidae es una familia distribuida mundialmente, se compone de cuatro géneros y unas 40 especies descritas (Gauld 1995): *Olixon* Cameron es el único género braquíptero, contiene nueve especies y está presente en África, el Nuevo Mundo y Australia (Fernández y Sarmiento 2002); *Liosphex* Townes consta de una especie presente en el Nuevo Mundo y otra en Filipinas; *Paniscomima* Enderlein cuenta con siete especies distribuidas en África, India, Madagascar y Nepal; *Rhopalosoma* Cresson tiene 17 espe-

cies todas presentes en el Nuevo Mundo. El texto revisional básico fue publicado por Townes (1977).

Biología

Las pocas observaciones biológicas indican que las especies de Rhopalosomatidae son parasitoides cenobiontes de grillos (Clausen 1940). La especie macróptera pueden ser nocturnas mientras que las especies micrópteras son diurnas (Brothers y Finnamore 1993). Las hembras depositan un huevo en el fémur posterior del grillo, éste emerge y se desarrolla como ectoparasitoide. En su último instar, las larvas de *Rhopalosoma nearticum* dejan el grillo y cavan un hoyo en el suelo

donde tejen un capullo (Townes 1977, Freytag 1984). Algunos de los huéspedes registrados son grillos de los géneros *Hapithus*, *Orocharis*, *Nemobius* y probablemente *Cyclop-*

tilum (Clausen 1940, Townes 1977). Es interesante notar que en *Olixon* se han registrado órganos estriduladores en la parte dorsal del tergo III (Tschuch y Brothers 2000).

Clave para los géneros de Rhopalosomatidae del Nuevo Mundo

Modifica de Gauld (1995)

- 1 Alas muy reducidas, sin celdas cerradas, llegando máximo hasta el propodeo; margen interior de los ojos no emarginado (Figura 48.2). Estados Unidos-Argentina ... *Olixon*
- Alas completamente desarrolladas y con seis o siete celdas cerradas; margen interior de los ojos claramente emarginado a la altura de la fosa antenal (Figura 48.3) 2
- 2(1) Ocelos de gran tamaño; el ocelo lateral separado del ojo por una distancia igual o menor a su diámetro (Figura 48.3); carena occipital presente en la parte superior de la cabeza (Figura 48.4); longitud del tergo metasomal I más de 2.5 veces el ancho (Figura 48.5); especies predominantemente marrón o testáceo; sureste de Estados Unidos-Argentina; también registrada en las islas del Caribe *Rhopalosoma*
- Ocelos pequeños, el ocelo lateral separado del ojo por una distancia mayor al doble de su diámetro; carena occipital ausente; el largo del tergo metasomal I es menos del doble de su ancho; especies de color negro y amarillo o amarillo solamente; Estados Unidos-Brasil *Liosphex*



Figura 48.2

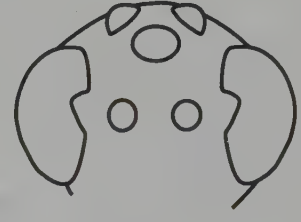


Figura 48.3



Figura 48.4



Figura 48.5

Sinopsis de los géneros de la familia Rhopalosomatidae

Liosphex

Liosphex varius Townes es la especie descrita para el Neotrópico con registros desde Mississippi, Estados Unidos, hasta Brasil; en Costa Rica se ha capturado hasta los 1.000 m de altitud preferentemente en bosques húmedos. Tres especies sin describir se registran en Costa Rica (Gauld 1995). En el extremo amazónico sur de Colombia, Parque Nacional Amacayacu, se ha capturado *L. varius* (Fernández y Sarmiento 2002). Clave para especies en Townes (1977).

Olixon

Este género braquíptero se distribuye en el Nuevo Mundo desde Estados Unidos hasta Argentina. *Olixon banksii* habita en Estados Unidos y México; *Olixon testaceum* es la única especie registrada en Centroamérica, donde alcanza los 1.000 m de altitud (Gauld 1995); en Costa Rica se captura prin-

cialmente durante la época lluviosa. En la zona norte de Colombia se han capturado *Olixon neotropicus* Townes y *Olixon atlanticus* Fernández y Sarmiento. Estas especies han sido colectadas con trampas de caída desde junio hasta octubre. Clave para especies en Fernández y Sarmiento (2002).

Rhopalosoma

Tres especies han sido registradas en Costa Rica gracias a capturas con trampas de luz y trampas Malaise; *R. nearcticum* se encuentra a lo largo del año aunque es más abundante al comienzo de las lluvias (Gauld 1995); parece preferir las áreas secas y perturbadas (Gauld 1995). *R. simile* es conocida desde Panamá hasta Tamaulipas en México (Coronado y Ruíz 2002). En Colombia han sido capturados ejemplares del género hasta los 900 m de altitud, desde junio hasta enero. Se capturan con trampas de luz y pueden confundirse fácilmente con ichneumonidos. Clave para especies en Townes (1977).

Literatura citada

- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-304.
- Brothers, D. J. y A. T. Fennimore. 1993. Family Scoliidae, pp. 211-212, en: Goulet, H. y J. T. Huber. *Hymenoptera of the world: An identification guide of the families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Coronado, J. M. y E. Ruiz. 2002. Registro de *Rhopalosoma simile* Brues (Hymenoptera: Rhopalosomatidae) para el Estado de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)* 86:243-244.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw Hill, New York, USA.
- Fernández, F. y C. E. Sarmiento-M. 2002. A new species of *Olixon* Cameron and two new records of Rhopalosomatidae (Hymenoptera) from Colombia. *Journal of the New York Entomological Society* 110(3/4):365-369.
- Freytag, P. 1984. *Rhopalosoma nearticum* Brues in Kentucky. *Transactions of the Kentucky Academy of Sciences* 45(1-2):74-75.
- Gauld, I. 1995. Rhopalosomatidae, pp. 548-552, en: Hanson, P. e I. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Townes, H. 1977. A revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). *Contributions of the American Entomological Institute* 15:1-34.
- Tschuch, G. y D. Brothers. 2000. Stridulatory organs in solitary aculeate Hymenoptera (Insecta). *Zoologischer Anzeiger* 239(3-4):319-327.

Familia Formicidae

F. Fernández y E. E. Palacio

Diagnosis

Cabeza prognata en hembras y obreras; antenas con un segmento basal (escapo) largo que forma un ángulo con el pedicelo y el flagelo, este último compuesto de 4 a 12 segmentos en hembras y 9 a 13 en machos. Ocelos en hembras y machos y obreras de algunos grupos. Alas presentes en la mayoría de hembras y todos los machos, ausentes en algunas hembras y siempre en obreras. Alas con 0 a 2 celdas presentes; ala posterior generalmente sin lóbulos. Glándula metapleural presente (secundariamente perdida en algunos grupos) con apertura en el propodeo, sobre las coxas posteriores. Mesosoma y metasoma separados por un pecíolo (segundo segmento abdominal), o pecíolo y postpecíolo (tercer

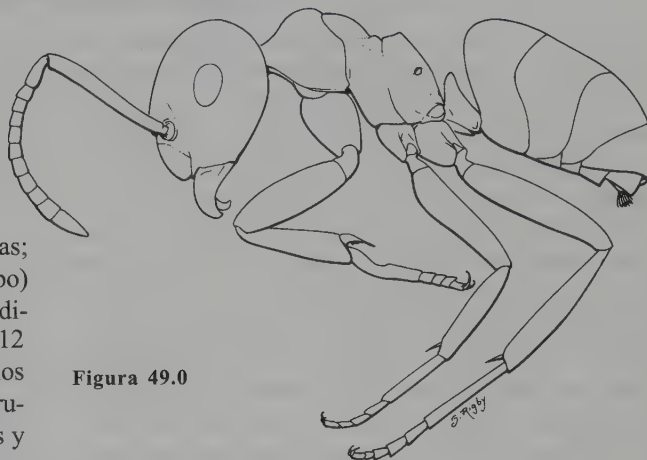


Figura 49.0

segmento abdominal). Pecíolo y postpecíolo a menudo con nodo. Hembras muy similares a obreras, aunque siempre con ocelos y mesosoma robusto y con alas; cuando está fecundada pierde las alas. Machos difieren notoriamente de las hembras, ojos y ocelos grandes, siempre alados, cuerpos más pequeños y esbeltos (Figuras 49.0 y 49.1).

Filogenia

Se considera a las hormigas el grupo hermano de las familias Scoliidae y Vespidae dentro de Vespoidea (Brothers 1999). Las hormigas más antiguas se conocen desde el Cretáceo Superior, hace alrededor de 95 millones de años, con géneros de las subfamilias Armaniinae, Sphecomyrminae, Brownimecinae, Formicinae y probablemente Myrmicinae (Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000; Bolton 2003; Dlussky *et al.* 2004; Wilson y Hölldobler 2005). Aunque existen muchas evidencias de la monofilia de la familia, todavía hay desacuerdos sobre las relaciones genealógicas internas. Baroni Urbani *et al.* (1992) exploran la filogenia de las subfamilias y reconocen dos subfamilias fósiles y 16 vivientes; Grimaldi *et al.* (1997) redescubren nuevo material fósil y proponen una filogenia modificada. Bolton (1990a, b, 2003) ha propuesto agrupaciones y una nueva sinopsis, parte de la cual

posee o se deriva de apreciaciones filogenéticas. La sección dorylina (Aenictogitoninae, Aenictinae, Dorylinae, Ecitoninae, Leptanilloidinae, Cerapachyinae) aparece como una de las agrupaciones monofiléticas más fuertes dentro de las hormigas (Brady y Ward 2005). Aneuretinae, Dolichoderinae y Formicinae forman aparentemente un grupo monofilético (Shattuck 1992; Bolton 2003). Otro taxón natural parece ser Pseudomyrmecinae y Myrmeciinae (Ward y Brady 2003). Baroni Urbani (1989, 1993) explora el uso de la etología en los procesos evolutivos en hormigas, y la utilidad de los tipos de reclutamiento en obreras en reconstrucción de genealogías en hormigas; Hashimoto (1991) estudia la filogenia de hormigas con base en la morfología de «sensilas» de antenas y palpos labiales. Imai *et al.* (1988) presentan información sobre evolución del cariotipo en hormigas y mutación cromosómica. Fernández y Palacio (2003) presentan una revisión del estado del tema en filogenia de las hormigas.

Sistemática

La familia Formicidae comprende cuatro subfamilias fósiles y 21 vivientes, divididas en alrededor de 300 géneros y 11.000 especies (Bolton 1995a, b; 2003). La Región Neotropical comprende 14 subfamilias y unos 120 géneros, con alrededor de 3.100 especies descritas (Kempf 1972; Brandão 1991; Bolton 1995a; Fernández 2003b). Bolton (1995a, b) ofrece el catálogo sistemático de las hormigas del mundo; Kempf (1972) ofrece el catálogo abreviado de las especies de la Región Neotropical y Fernández (2003b) lista las especies de la Región Neotropical; Ward *et al.* (1996) publican la literatura sobre sistemática de hormigas desde Linneo hasta 1995. Hölldobler y Wilson (1990) ofrecen claves para todos los géneros del mundo, así como Bolton (1994), quien presenta un catálogo fotográfico de la mayoría de géneros de obreras. Baroni-Urbani (1984) y Lattke (1993) ofrecen claves en español para los géneros neotropicales. Palacio y Fernández (2003) ofrecen las claves más recientes para subfamilias y géneros. MacKay y Vinson (1989) relacionan las publicaciones sobre sistemática de hormigas en el Hemisferio Occidental. Wheeler (1956) presenta la etimología de los nombres genéricos y subgenéricos propuestos en hormigas hasta ese entonces. Lattke (2003a) ofrece elementos para una biogeografía de las hormigas de la Región Neotropical.

Fernández (2003b) edita un libro sobre las hormigas neotropicales que busca sintetizar información en sistemática, filogenia, biología, claves y sinopsis de estos himenópteros. Bolton (2003) ofrece una sinopsis y reclasificación de las hormigas en niveles supragenéricos.



Figura 49.1

Biología

Existe una inmensa cantidad de publicaciones sobre diversos aspectos de biología en las hormigas revisados en Wheeler (1910); Beattie (1985); Hölldobler y Wilson (1990); Bourke y Franks (1995). En Internet están disponibles alrededor de 36.000 referencias sobre hormigas en todos sus aspectos (Fernández 2000). Todas las hormigas son sociales; secundariamente algunas especies son parasíticas. Las colonias se componen de una reina fértil, obreras infértiles, huevos, larvas y pupas, y machos en épocas determinadas. En grupos como Ponerinae *s. l.*, hembras y obreras se diferencian poco entre sí; en subfamilias como Myrmicinae las reinas son más grandes y robustas que las obreras, en el caso de las legionarias (Ecitoninae) las reinas están muy modificadas en su morfología y comportamiento.

Algunas veces (por ejemplo Ponerinae *s. l.*) las obreras pueden asumir el papel reproductivo en la colonia. Normalmente los nidos son *monogínicos* (una sola reina), *monándricos* (un sólo apareamiento con machos) y con alto grado de relación genética entre las obreras. Se han ido descubriendo casos en los que los nidos son *poligínicos* (múltiples reinas) temporal o definitivamente, *poliándricos* (apareamiento con varios machos) y con bajo grado de relación genética entre los miembros de la colonia. La mayoría de géneros de hormigas son *monomórficos*, esto es, obreras de tamaños parecidos o sólo ligeramente divergentes; algunos son *dimórficos* (dos tamaños discretos de obreras) como en *Pheidole*, *Carebara*, *Camponotus* y *Cephalotes*. En los casos de varias clases de tamaños (generalmente en gradación entre los extremos) se habla de *polimórficos*, como en *Eciton*, *Atta*, *Azteca* y *Camponotus*. Puede haber división de labor por castas físicas (por ejemplo obreras y soldados) o por edad (*polietismo*).

La colonia se inicia con la hembra fertilizada, la cual excava en el suelo o busca un sitio encerrado en el que inicia una primera generación de obreras generalmente naníticas. Este modo de fundación se denomina claustral y la reina dependerá en las fases iniciales de las reservas de grasa acumuladas en su mesosoma. Cuando las obreras forman una cantidad apreciable, inician las labores de forrajeo, cuidado de la reina y crías, y defensa. La reina no se preocupará más de estos aspectos. A la fundación sigue entonces una fase de crecimiento con aumento en el número de obreras y probablemente aumento o afianzamiento del territorio. Cuando se producen sexuales se llega a la fase reproductiva, en la que grandes cantidades de sexuales se aparean en vuelos nupciales, después de los cuales las hembras fecundadas inician nuevos nidos y los machos perecen. En algunos casos la hembra fecundada debe seguir buscando su alimento por sí misma hasta producir varias obreras que realicen esa labor. En otros casos, la nueva reina se va acom-

pañada de obreras o la colonia se divide en dos, y cada una de las partes se comporta como un nido autónomo. En las regiones extratropicales se conocen especies **esclavistas** (por ejemplo *Polyergus*, *Formica*, *Leptothorax*) en las que las obreras, bien armadas pero incapaces de auto sostenerse, buscan y saquean nidos de otras especies para utilizar huevos y larvas como futura fuerza de trabajo en su propio beneficio. También se conoce desde antaño el **parasitismo** en las hormigas, con hembras que decapitan o eliminan de otra forma a las reinas de nidos de otras especies, asumiendo su estatus y usurpando los beneficios de las obreras huérfanas para su provecho (por ejemplo *Teleutomyrmex*). Algunas hormigas son capaces de vivir en **parabiosis**, que es una asociación de dos o más especies o géneros distintos compartiendo un lugar de nidificación y forrajeo.

Los nidos de hormigas van desde galerías simples en el suelo hasta cavidades de plantas y nidos de cartón contruidos por las obreras. Otras nidifican en la hojarasca, bajo las rocas, en troncos caídos, en aberturas temporales e incluso hacen nidos con sus propios cuerpos como en Ecitoninae. Normalmente en hormigas existe la relación una colonia-un nido, pero algunas veces podemos encontrar colonias que ocupan más de un nido (especies **polídomas**). Caso diferente es el de colonias poliginicas que ocupan territorios amplios sin límites territoriales definidos (especies **unicoloniales**).

Las hormigas poseen una amplia variedad de fuentes de alimentación, con especies cazadoras generalistas (*Hypoponera*, *Pachycondyla*), cazadoras especializadas (Cerapachyinae, *Thaumatomyrmex*, Dacetini), omnívoras (*Ectatomma*, *Camponotus*, *Paratrechina*), dependientes de productos vegetales (*Azteca*, *Pseudomyrmex*, *Solenopsis*), myrmecófagas (*Simopelta*), cazadoras nómadas (Ecitoninae), fungívoras (Attini), oófagas (*Proceratium*) o ganaderas precurriendo a excrecencias azucaradas de homópteros (*Camponotus*, *Acropyga*). La búsqueda de alimento puede ser solitaria, en grupos pequeños siguiendo pistas químicas o en masa. El alimento puede llevarse al nido más o menos como en la búsqueda, es decir, solitariamente o en grupos activados por sustancias químicas.

Las hormigas han sido llamadas recientemente máquinas andantes de glándulas en virtud de la multiplicidad de glándulas presentes en la cabeza, mesosoma, metasoma y las patas. Algunas poseen funciones específicas y otras pueden actuar en conjunto, con feromonas de alarma, defensa, forrajeo, inhibición de ovarios y otras opciones de comunicación. De algunas glándulas se desconoce su función, y es posible que futuros estudios de micromorfología descubran más tipos de glándulas. Algunas tienen además valor filogenético, como las glándulas metatibiales que hacen parte de los atributos propios de la sección dorylina (Bolton 1990b).

Bhatkar y Whitcomb (1970) sugieren algunas técnicas para crianza artificial de hormigas.

Hormigas y plantas

Una buena porción de la fauna de hormigas nidifica en el suelo, hojarasca, bajo piedras, o es de hábitos nómadas. Sin embargo, algunos grupos de hormigas se han especializado de una u otra forma en vivir en asociación con plantas (Beattie 1985; Huxley y Cutler 1991; Davidson y McKay 1993). Algunas especies habitan en el interior de plantas de una forma poco especializada, aceptando o utilizando variedad de sustratos de origen vegetal, como interior de árboles, ramas o troncos caídos. Otras van un paso más allá, con tipos de asociación más estrechos. Algunas viven en plantas específicas, como las *Azteca* que habitan yarumos (*Cecropia* spp.), o las *Pseudomyrmex* que habitan varasantas (*Triplaris* spp.). En estos casos existe algún tipo de simbiosis donde la planta ofrece cubierta y alimentación, y la presencia de la colonia con hormigas agresivas pueden disuadir otros organismos que pueden hacer daño en la planta. También algunas especies de hormigas (en *Camponotus*, *Dolichoderus*, *Crematogaster*, *Pachycondyla*) pueden iniciar y mantener jardines de hongos, donde algunas epífitas crecen y prosperan en asociación con hormigas que además pueden vivir en **parabiosis** (asociación positiva) (Davidson 1988).

Mosaicos de hormigas

Desde las observaciones de Leston (1978) en África y después América Latina, existe una creciente literatura que estudia y demuestra que en los ecosistemas tropicales (y al parecer también en los agrosistemas) las hormigas se reparten el hábitat arbóreo en complejos sistemas de dominantes, subdominantes y colonias neutras. La distribución de las especies forma algo parecido a un mosaico donde las dominantes acaparan amplias zonas, tolerando dentro de sus dominios solamente subdominantes o colonias pequeñas e inofensivas. La repartición del espacio entre especies dominantes forma un mosaico heterogéneo que podría influenciar a su vez a otros organismos y a las mismas plantas (Majer 1993). Ciertas adaptaciones morfofisiológicas en algunas de las dominantes (*Camponotus*, *Dolichoderus*) podrían explicar su preponderancia en las copas de los árboles (Davidson 1997).

Hormigas como bioindicadoras

De acuerdo con los criterios de Brown (1991) y Pearson y Cassola (1992) para un buen indicador biológico, las hormigas ocupan un lugar destacado, gracias a varios atributos. Pueden resaltarse la taxonomía, relativamente bien cono-

cida, claves y catálogos accesibles, abundancia de literatura especializada y de divulgación en biología y comportamiento, metodología de colección accesible a recursos y tiempo limitados y especialistas activos que están revisando grupos particulares. El hecho de que las hormigas se comporten como organismos sésiles los hace candidatos favoritos para estudios ecológicos normalmente reservados a las plantas. Andersen (1997) discute los pros y contras del uso de hormigas como bioindicadoras a diferentes escalas ecológicas.

Importancia económica

Las hormigas son muy abundantes en los sistemas biológicos tropicales, y su influencia sobre las comunidades es enorme. Como otros grupos de insectos comprenden formas beneficiosas y otras que entran en conflicto con los intereses humanos. Un grupo de hormigas es importante por su daño directo a los cultivos, como las cortadoras de hojas (*Atta* y *Acromyrmex*) que se comportan como hervíboras. Otras atacan animales domésticos como la hormiga loca (*Paratrechina fulva*), o animales y humanos (hormiga del fuego, *Solenopsis invicta*). Esta misma hormiga, como la hormiga argentina (*Linepithema humile*) afecta negativamente las comunidades locales de hormigas y otros insectos. Hay especies plagas domésticas, como algunas *Monomorium*, *Tapinoma* o *Linepithema*.

Algunas especies poseen aguijón con picaduras molestas como la conga (*Paraponera clavata*). Van der Meer *et al.* (1990) revisan varios aspectos de la biología de las hormigas de importancia económica. Algunas hormigas son definitivamente plagas internacionales, fácilmente transportadas por el hombre, como *Monomorium*, *Tetramorium*, *Cardiocondyla* y *Anoplolepis*. Saks y Carroll (1980) revisan el papel de algunas hormigas en agroecosistemas y Way y Khoo (1992) revisan el papel de las hormigas en manejo de plagas.

Hormigas como alimento

Así como otros grupos de organismos, las hormigas no escapan al interés gastronómico de los animales y el hombre. Además de un sinnúmero de organismos que de una u otra forma se alimentan de hormigas, de sus huevos o sus larvas, existen legiones de taxones especializados en explotar a las hormigas. Las colonias de hormigas alojan gran cantidad de artrópodos especializados en atacar a las hormigas, o sus desechos, o incluso a los visitantes ocasionales de hor-

migueros (Kistner 1982). Muchos de estos insectos imitan a las hormigas por su forma, color, olor y comportamiento. Entre los vertebrados existen especialistas como los osos hormigueros. Algunas *Myrmecocystus* se usan como jarritas vivientes de agua en los desiertos norteamericanos o las hembras de arrieras *Atta* se consumen en diversidad de formas en Colombia.

Métodos de colección

Las hormigas son comunes en las regiones tropicales y subtropicales, preferentemente por debajo de los 2.000 metros. Las faunas de alta montaña y páramos, o zonas frías de regiones altas, son muy pequeñas en comparación con Centroamérica y Sudamérica tropical. Estos insectos habitan todos los estratos, desde el subsuelo hasta las copas de los árboles. Generalmente para realizar una buena colección de hormigas lo ideal es una suma o combinación de técnicas (Lattke 2003b).

Captura manual

Colección de hormigas con pinzas, en cualquier estrato posible, normalmente suelo y arbustivo bajo, que es lo que está al alcance del biólogo. Además de las hormigas activas y fácilmente visibles, hay que buscar en la hojarasca, debajo de las piedras, troncos caídos, interior de ramas y bajo las cortezas, y hormigas nómadas en el suelo.

Trampas de caída

Son las *pitfall* de la literatura en inglés. Se trata de vasos o similares enterrados en el suelo, con la abertura a ras de la superficie. En el fondo del vaso alcohol o alcohol con agua y/o detergente. Esta trampa está diseñada para insectos que se desplazan sobre la superficie del suelo.

Sacos Winkler

Los tamizadores y sacos Winkler están creados para la fauna de hojarasca y su gran ventaja es que no necesitan de corriente eléctrica. En cada saco la muestra de hojarasca se va secando y los insectos van migrando hacia el colector que está abajo. Este método es muy eficaz para la fauna de hojarasca y es uno de los más populares actualmente para hormigas.

Trampa Malaise

Aunque creada especialmente para fauna alada, es buena para hembras y machos alados. También pueden caer obreras de grupos arborícolas.

Cebos

Específicamente para ciertos grupos o estudios se pueden utilizar cebos con alimento derivado de carnes.

Algunos grupos de hormigas no son fácilmente accesibles, como los de las copas de los árboles, los del interior de ramas o los nómadas. Por ello, para un inventario completo se debe recurrir a una metodología más específica. En general, la combinación de captura manual, caída y Winkler pueden arrojar buenos resultados (por ejemplo Romero y Jaffé 1989). Recientemente (Agosti *et al.* 2000b) se ha publicado un manual de metodologías, herramientas y análisis de estudios de faunas de hormigas de hojarasca. Agosti *et al.* (2000a,b) analizan casos especiales en varios lugares del mundo. Longino y Colwell (1997) examinan los problemas y análisis de un estudio puntual en Costa Rica, con una discusión interesante aplicable a todo el trópico.

Clave para las subfamilias neotropicales de Formicidae

1 Cuerpo con un sólo segmento aislado o reducido (el peciolo, pe) entre el mesosoma y el gáster o metasoma (Figura 49.2); primer segmento del gáster enteramente confluyente con el segundo, o separado de este por una ligera constricción (Figuras 49.3 y 49.4, c); en este último caso, el primer segmento del gáster no se encuentra marcadamente reducido (Figuras 49.3 y 49.4) 2

- Cuerpo con dos segmentos aislados o reducidos (el peciolo y el postpeciolo) entre el mesosoma y el gáster (Figuras 49.5, 49.6, pd); postpeciolo tan reducido como el peciolo o más grande que este, pero en ambos casos notablemente más pequeño que el primer segmento del gáster y separado de este por una constricción (c) muy marcada (Figuras 49.5, 49.6) 11

2(1) Espiráculos de los segmentos tres a cinco del gáster (segmentos abdominales cinco a siete) expuestos, no cubiertos por el tergo de los segmentos precedentes y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figura 49.7, ea); apertura de la glándula metapleural cubierta dorsalmente por un largo flanco cuticular (Figura 49.7, fc), paralelo al eje principal del cuerpo; esterno del helcio grande, convexo en su parte ventral y visible lateralmente (Figura 49.7, st); glándula metatibial generalmente presente (Figura 40.9, gm) 3

- Espiráculos de los segmentos tres a cinco del gáster no expuestos, escondidos bajo el tergo de los segmentos precedentes y sólo visibles con distensión abdominal (Figura 49.6); apertura de la glándula metapleural no cubierta dorsalmente por un flanco cuticular largo (Figura 49.8, g); esterno del helcio pequeño, no visible lateralmente (Figura 49.8, st); glándula metatibial ausente (Figura 49.10) 4

3(2) Pigidio grande y bordeado apicalmente por pequeñas espinas o denticulos (Figura 49.7, pi; Figura 49.12); garras tarsales simples (Figura 49.13); espiráculos propodeales

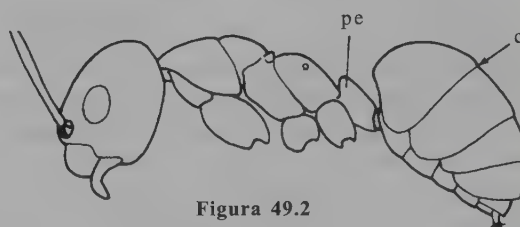


Figura 49.2

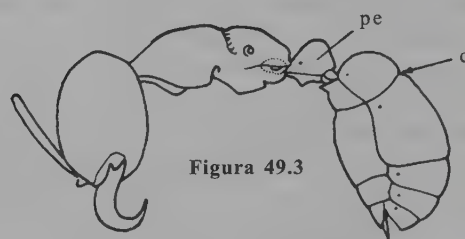


Figura 49.3

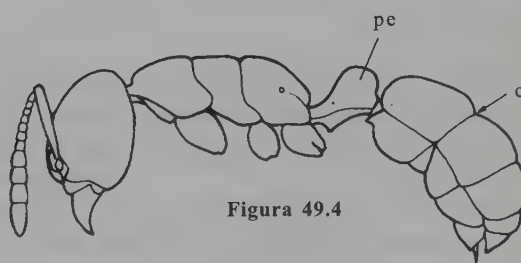


Figura 49.4

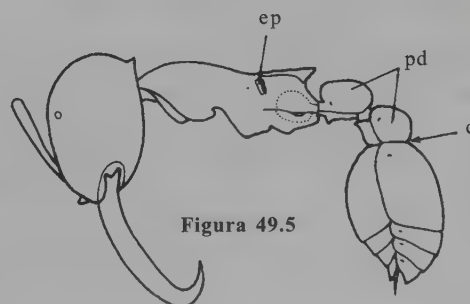


Figura 49.5

situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del esclerito (Figura 49.7, ep); obreras monomórficas o escasamente dimórficas, con mandíbulas triangulares serialmente denticuladas o sin dientes (Figura 49.15); hormigas colectadas con poca frecuencia -----

Cerapachyinae

- Pigidio reducido a un estrecho esclerito en forma de U y a lo sumo con cuatro espínulas apicales inconspicuas; garras tarsales con un proceso preapical dentiforme (Figura 49.14); espiráculos propodeales situados en la parte superior de los costados del propodeo, justo sobre la parte media del esclerito (Figura 49.11, ep); obreras con frecuencia marcadamente polimórficas, las mayores (soldados) con mandíbulas alargadas y esbeltas, provistas de dos dientes preapicales largos y espiniformes (Figura 49.16)(Cheliomyrmecini) **Ecitoninae**

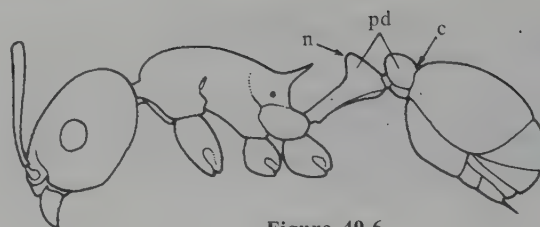


Figura 49.6

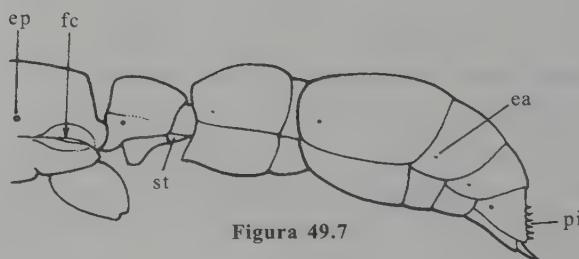


Figura 49.7

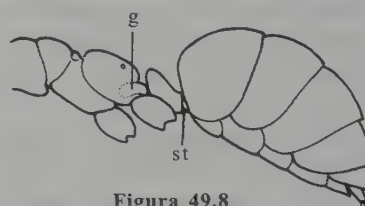


Figura 49.8

- 4(2) Aguijón presente (Figura 49.17, a); tercer segmento abdominal (primer segmento del gáster) generalmente con una constricción posterior ligeramente marcada (Figura 49.18, c), de lo contrario, las mandíbulas son alargadas y lineales, abruptamente curvadas hacia adentro, cerca de su ápice, e insertadas en medio del margen anterior cefálico (Figura 49.21); cuarto segmento abdominal (segundo segmento del gáster) con fusión tergosternal, los dos escleritos están rígidamente fusionados y son inmóviles uno con respecto al otro (Figura 49.17, s4) **5**
- Aguijón ausente (Figuras 49.19, 49.20, ac); tercer segmento abdominal generalmente confluyente con el cuarto, sin constricción posterior (Figura 49.19, c); mandíbulas de forma variada, pero nunca alargadas y lineales, generalmente como en la Figura 49.22; cuarto segmento abdominal sin fusión tergosternal, los dos escleritos están separados y son móviles uno con respecto al otro (Figura 49.20, s4) **10**



Figura 49.9



Figura 49.10

- 5(4) Articulación entre el segundo segmento abdominal (pecíolo) y el tercero (primer tergo del gáster) amplia (Figura 49.23); margen anterior del clipeo con una fila de diente-citos (Figura 49.23) **Amblyoponinae**
- Articulación entre el segundo segmento abdominal (pecíolo) y el tercero (primer tergo del gáster) estrecha (Figura 49.18); margen anterior del clipeo sin diente-citos **6**

- 6(5) Orificio de la glándula metapleurale en perfil en forma de hendidura longitudinal a curvo-oblicua, delimitado por debajo con un borde de cutícula convexo, de tal forma que el orificio queda orientado en posición dorsal.....

Ectatomminae

- Orificio de la glándula metapleurale, en perfil, forma una abertura o foramen simple elíptico o circular, el cual se abre lateral o posteriormente, sin el borde cuticular como arriba **7**

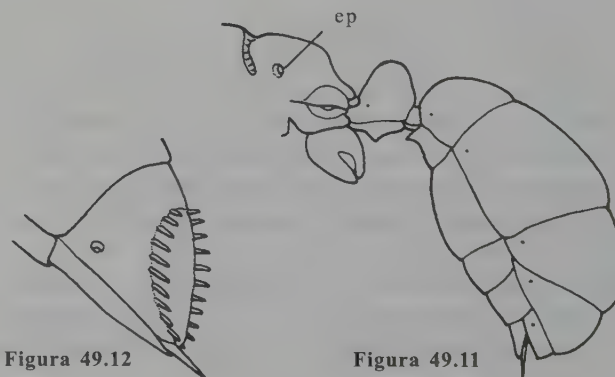


Figura 49.11

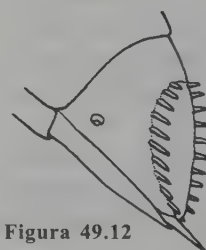


Figura 49.12

- 7(6) Sutura promesonotal presente, bien desarrollada sobre el dorso del mesosoma, flexible (Figura 49.24) 8
 - Sutura promesonotal ausente o presente pero reducida y fusionada (Figura 49.25) 9

8(7) Tórulo completamente fusionado al lóbulo frontal (Figura 49.26); margen clipeal anterior sin una extensión en forma de lamela; dorso cefálico sin una carena media longitudinal (Figura 49.26) **Ponerinae**

- Tórulo no completamente fusionado al lóbulo frontal (Figura 49.27); margen clipeal anterior con una extensión en forma de lamela; dorso cefálico con una carena media longitudinal (Figura 49.27) **Heteroponerinae**

9(7) Alveólos antenales muy expuestos, cerca del margen anterior de la cabeza (Figura 49.28); uñas pretarsales simples, sin diente preapical; surcos antenales ausentes (Figura 49.28); pequeñas a diminutas **Proceratiinae**

- Alveólos antenales ocultos por los lóbulos frontales, lejos del margen anterior de la cabeza (Figura 49.29); uñas pretarsales con diente preapical; surcos antenales presentes (Figura 49.29); gran tamaño **Paraponerinae**

10(4) Ápice del gáster con un acidóporo circular a semi-circular que sale del hipopigio y que usualmente está proyectado en forma tubular y bordeado por setas, algunas veces cubierto por una proyección del pigidio (Figuras 49.20, 49.30, 49.31); tergo del quinto segmento del gáster (último segmento abdominal) grande y visible (Figura 49.33, t); propodeo casi siempre redondeado o ligeramente angulado en vista de perfil (Figura 49.33, p), raramente presenta protuberancias, láminas o espinas ... **Formicinae**

- Ápice del gáster con el hipopigio (h) careciendo de acidóporo y formando un margen posterior liso (Figura 49.32, h); tergo del quinto segmento del gáster pequeño y usualmente no visible; propodeo (p) algunas veces notablemente angulado, con protuberancias cónicas, láminas o espinas conspicuas (Figuras 49.32, 49.34, 49.35), particularmente en especies de más de 5mm **Dolichoderinae**

11(1) Ojos notablemente desarrollados, ocupando cuando menos la mitad de los lados de la cabeza (Figura 49.36); ocelos presentes (Figura 49.37, oc)..... **Pseudomyrmecinae**

- Ojos nunca abarcando más de la mitad de los lados de la cabeza (Figuras 49.38, 49.39); ocelos casi siempre ausentes 12

12(11) Lóbulos frontales (l) generalmente bien desarrollados y algunas veces notablemente expandidos (Figuras 49.39, 49.43, 49.45), inserciones antenales cubiertas en parte o completamente por los lóbulos frontales; de lo contrario, los ojos están bien desarrollados y compuestos por más de un omatidio; tercer segmento abdominal (post-



Figura 49.13



Figura 49.14



Figura 49.15

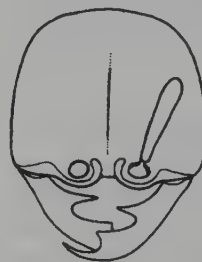


Figura 49.16

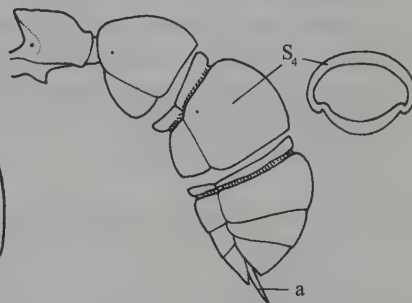


Figura 49.17

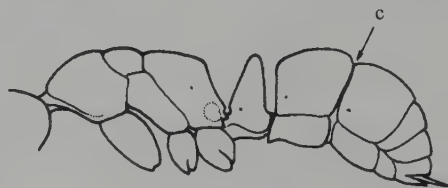


Figura 49.18

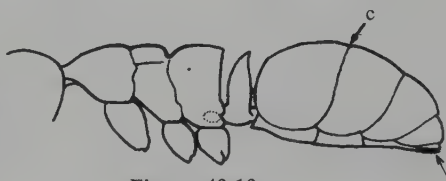


Figura 49.19

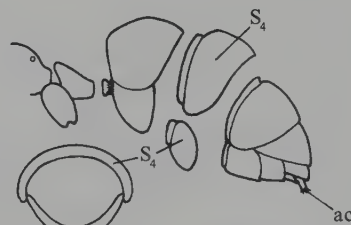


Figura 49.20

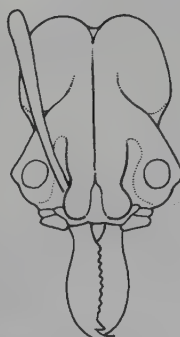


Figura 49.21



Figura 49.22

peciolo, pp) sin fusión tergosternal (Figura 49.40); glándula metatibial ausente (Figura 49.10); espiráculos de los segmentos dos a cuatro del gáster no expuestos, escondidos bajo el tergo de los segmentos precedentes (Figura 49.6) **13**

- Lóbulos frontales vestigiales o ausentes (Figuras 49.38, 49.42), inserciones antenales completamente expuestas en vista frontal; ojos reducidos a un solo omatidio, vestigiales o ausentes (Figuras 49.38, 49.42, 49.47, 49.48); tercer segmento abdominal (postpeciolo) con fusión tergosternal (Figura 49.41); glándula metatibial presente (Figura 49.9, gm); espiráculos de los segmentos dos a cuatro del gáster expuestos y visibles sin necesidad de distender el abdomen (Figuras 49.47, 49.48) **14**

13(12) Ojos en el extremo posterior del ápice del surco antenal y antena de 7 segmentos (Figura 49.46).....

Agroecomyrmecinae

- Ojos dispuestos de otra forma (como en las Figuras 49.44, 49.45), si hay surco antenal y el ojo está en su extremo,

las antenas son de más de 7 segmentos (Figura 49.43)

Myrmicinae

- 14(12)** Gáster con una profunda constricción entre el primer y segundo segmentos y una constricción similar entre el segundo y el tercero (Figura 49.47, c); sutura promesonotal presente y muy conspicua en vista dorsal (Figura 49.47, sp); espiráculos propodeales situados en la parte inferior de los costados del propodeo, debajo de la longitud media del esclerito (Figura 49.47, ep); primer segmento del gáster mucho más corto que los segmentos restantes combinados; hormigas muy raramente colectadas

Leptanilloidinae

- Gáster sin constricciones entre los segmentos uno y dos, ni entre el dos y el tres (Figura 49.48); sutura promesonotal completamente ausente en vista dorsal (Figura 49.48); espiráculos propodeales situados en la parte superior de los costados del propodeo (Figura 49.48, ep); primer segmento del gáster tan largo o más largo que los segmentos restantes combinados (Ecitonini) **Ecitoninae**

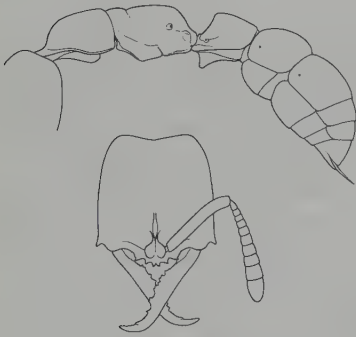


Figura 49.23

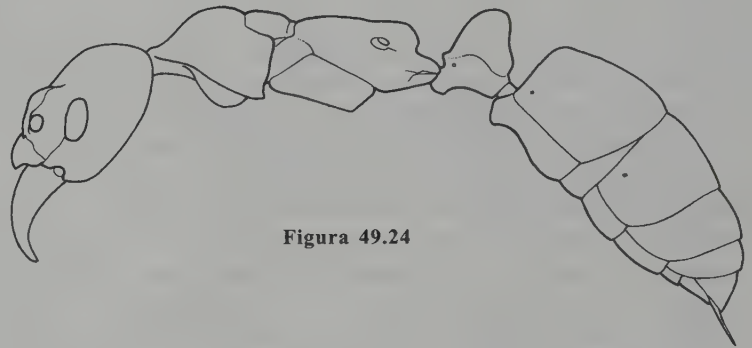


Figura 49.24

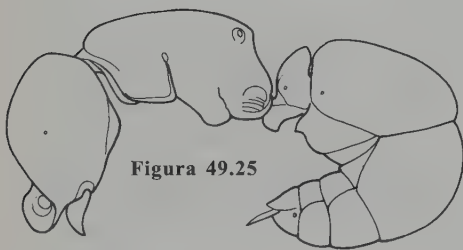


Figura 49.25

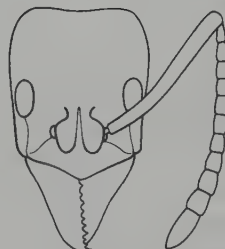


Figura 49.26

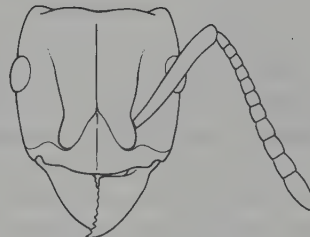


Figura 49.27

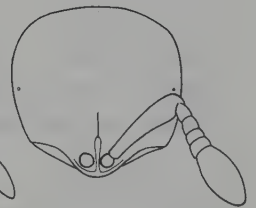


Figura 49.28

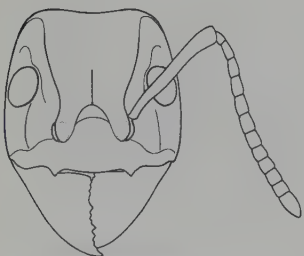


Figura 49.29



Figura 49.30



Figura 49.31

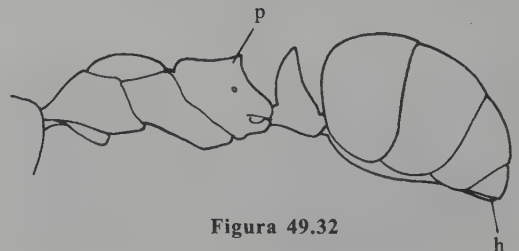


Figura 49.32

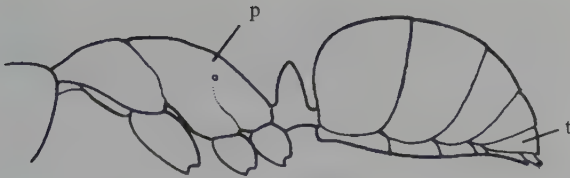


Figura 49.33

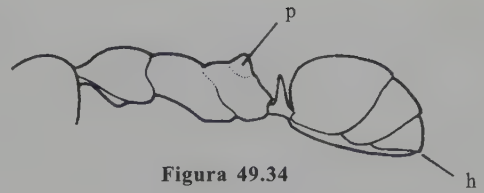


Figura 49.34

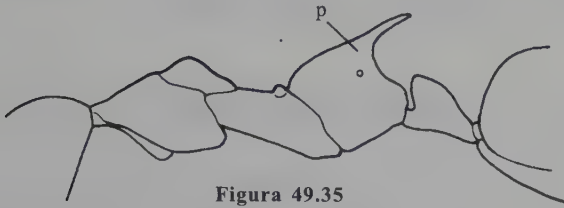


Figura 49.35

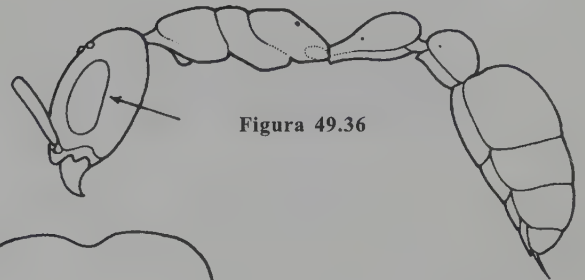


Figura 49.36

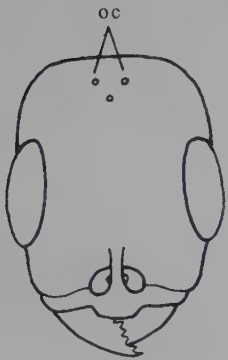


Figura 49.37

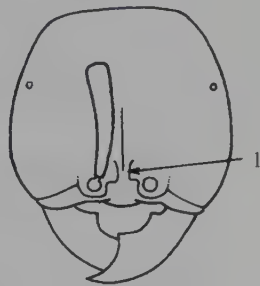


Figura 49.38

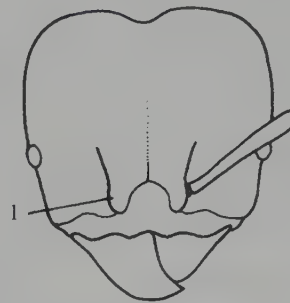


Figura 49.39

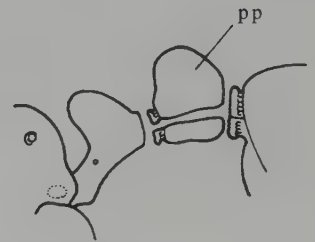


Figura 49.40

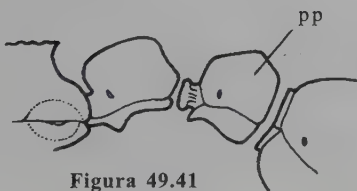


Figura 49.41

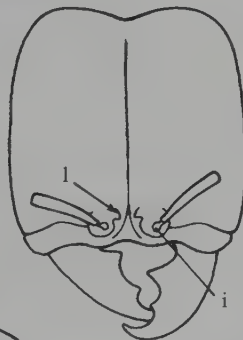


Figura 49.42

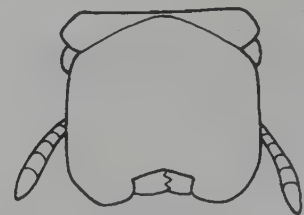


Figura 49.43

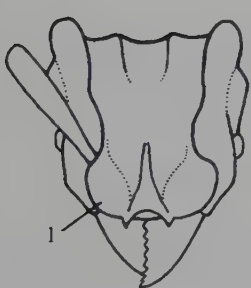


Figura 49.44

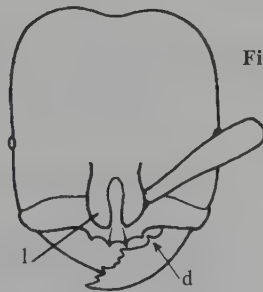


Figura 49.45

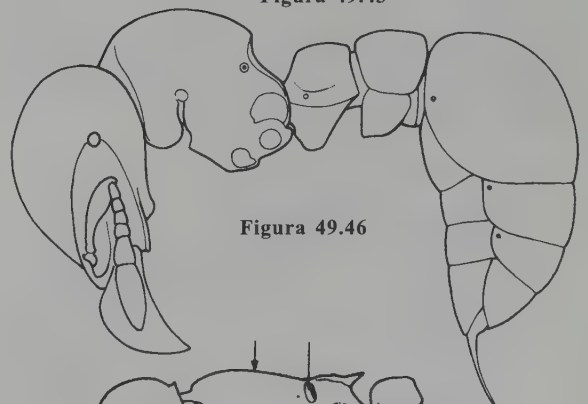


Figura 49.46

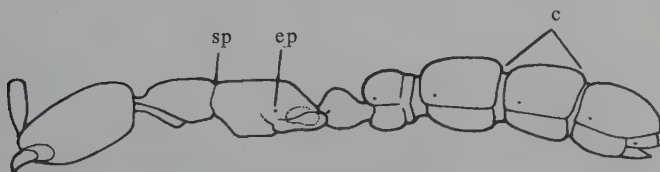


Figura 49.47

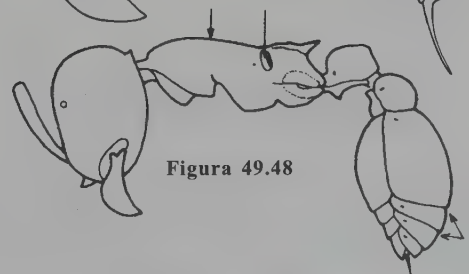


Figura 49.48

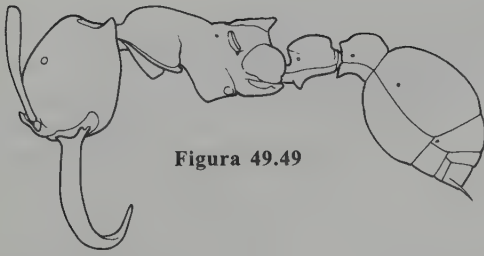


Figura 49.49

Subfamilia Ecitoninae

Son las hormigas legionarias, las cuales se distinguen por sus hábitos nómadas, con hembras siempre ápteras y muy modificadas. El macho es también muy modificado, con la genitalia retractable, anillo basal de la genitalia hipertrofiado y otros caracteres citados en Bolton (1990a, 2003). Las colonias son depredadoras con fases de quiescencia y caza activa. Watkins (1976) provee claves para los géneros y especies del Hemisferio Occidental, y Palacio (1999) para Colombia. Gotwald (1995) ofrece una síntesis sobre la biología de las hormigas nómadas (Figura 49.49).

Tribu Cheliomyrmecini

Tribu monotípica con especies comunes más en zonas altas. Se distinguen de otras ecitoninas por el pecíolo de un solo nodo (Figura 49.3).

Tribu Ecitonini

Pecíolo de dos nodos (Figura 49.48). *Eciton* y *Labidus* son los géneros más comunes, siendo el primero de ellos el que comprende a las verdaderas legionarias.

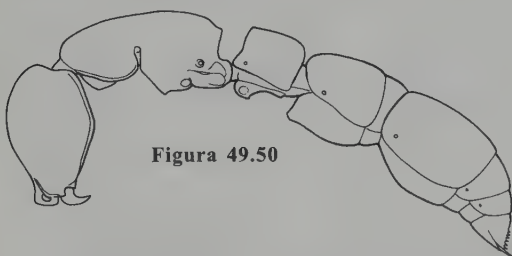


Figura 49.50

Subfamilia Cerapachyinae

Cerapachyinae (Figura 49.50) consta de hormigas relativamente poco coleccionadas, cazadoras de termitas. La subfamilia se caracteriza por su cuerpo macizo, generalmente

alargado y de tegumento grueso, pecíolo de un segmento, y pigidio grande, aplanado dorsalmente con las márgenes laterales con dentículos, o espinas pequeñas (Figura 49.12). Aguijón bien desarrollado.

Cerapachyinae se divide en 3 tribus, 4 géneros y alrededor de 35 especies en la Región Neotropical. Bolton (1990a,b) discute la filogenia de la subfamilia en la sección dorylina y presenta la sinopsis y sistemática interna.

Tribu Acantostichini

El helcio es ancho, en perfil se proyecta bien arriba de la altura media de la cara anterior del tercer segmento abdominal (primero del gáster o metasoma) (Bolton 2003). Tribu monotípica confinada al Hemisferio Occidental, con un género (*Acantostichus*) y 20 especies revisadas por MacKay (1996).

Tribu Cyldromyrmecini

Surcos antenales presentes y bien desarrollados; cuerpo con costillaje longitudinal muy notorio (Bolton 2003). Tribu monotípica propia de la Región Neotropical, compuesta por un género, *Cylindromyrmex*, revisado por De Andrade (1998, 2001).

Tribu Cerapachyini

Gena usualmente carenada. En la Región Neotropical se conocen *Cerapachys* (4 especies) y *Sphinctomyrmex* (1 especie). Revisión genérica en Brown (1975).

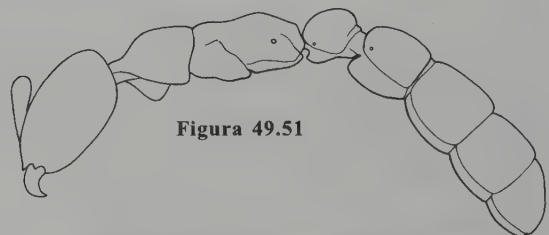


Figura 49.51

Subfamilia Leptanilloidinae

Leptanilloides (Figura 49.51) se agrupaba en la tribu Cerapachyini, hasta que Baroni Urbani *et al.* (1992) lo separaron en su propia subfamilia, revisada recientemente por Brandão *et al.* (1999). La forma y disposición del último tergo separa este taxón de las demás hormigas: el pigidio está cubierto dorsalmente por el tergo abdominal 6 (Figura 49.47). Estos autores describen un segundo género y reconocen cinco especies, todas confinadas a Sudamérica. Longino (2003) describe una nueva especie de Costa Rica.

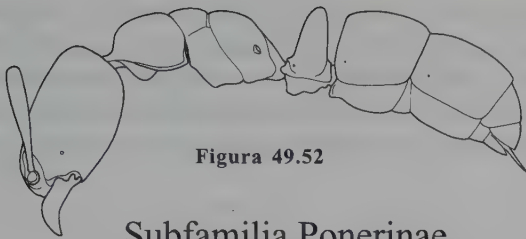


Figura 49.52

Subfamilia Ponerinae

Figura 49.52. Grupo de hormigas cosmopolita y abundante especialmente en tierras bajas. Bolton (2003) restringe Ponerinae a las tribus Ponerini, Thaumatomyrmecini y Platythyreini. Las ponerinas en sentido amplio (los **poneromorfos** de Bolton 2003) poseen fusión tergosternal del tercer segmento abdominal (postpeciolo) y el cuarto segmento abdominal (segundo del gáster o metasoma) tubulado y con fusión tergosternal. También se caracterizan por una constricción entre el primer segmento del gáster y los demás (Figura 49.17). *Odontomachus* y *Anochetus* no poseen esa constricción, pero la cabeza es como en la Figura 49.21. Son hormigas de tegumento duro, la mayoría oscuras. Poseen peciolo con un nodo, el cual puede ser grande, del mismo tamaño que el primer segmento postpeciolar, o el cual puede estar unido al abdomen con poca constricción. La mayoría es de organización social «primitiva» y de hábitos cazadores.

En sentido estricto, Ponerinae se caracteriza por que los tórulos están completamente fusionados a los lóbulos frontales y por los lóbulos frontales, cuyos bordes externos forman semicírculos cortos, simples o triángulos romos (Bolton 2003). La subfamilia, en su nueva delimitación, comprende 3 tribus y 12 géneros.

Tribu Platythyreini

Cuerpo de aspecto pruinoso. Comprende un género, *Platythyrea* (Brown 1975) con ocho especies.

Tribu Thaumatomyrmecini

El único género, *Thaumatomyrmex*, es uno de los menos coleccionados de hormigas. Las mandíbulas son notorias, con unos 3 dientes de los cuales el apical es de tamaño exagerado. Revisiones en Kempf (1975) y Longino (1988), este último autor reconoce cinco especies.

Tribu Ponerini

Es la tribu más grande y compleja de Ponerinae. La porción media del clipeo se estrecha posteriormente entre los lóbulos

frontales, por lo que los alveólos antenales quedan próximos entre sí, como en la Figuras 49.21. (Bolton y Brown 2002; Bolton 2003). Comprende 10 géneros en el Neotrópico, algunos muy comunes como *Pachycondyla* (con amplios hábitos de nidificación y alimentación) e *Hypoponera* (muy abundante en hojarasca). Algunos, como *Simopelta* son más comunes en zonas altas y de hábitos nómadas como las hormigas legionarias. Fácilmente distinguibles por la forma de la cabeza, con mandíbulas largas que nacen hacia la mitad del margen anterior cefálico y metasoma sin constricción entre el primer segmento y los demás. Se incluye aquí Odontomachini, considerada subtribu de Ponerini por Brown (1976, 1978). Lattke (2003c) provee una sinopsis de la tribu con referencias de revisiones y claves publicadas para varios de los géneros.

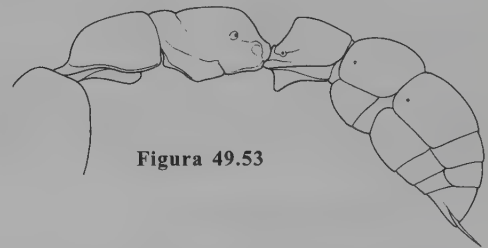


Figura 49.53

Subfamilia Amblyoponinae

(Figura 49.53). Con los caracteres de las subfamilias poneromorfos (véase arriba). Margen anterior clipeal con sedas dentiformes; orificio de la glándula metapleural dirigido en posiciones dorsal y posterior; peciolo ampliamente unido al tercer segmento abdominal (Bolton 2003). Comprende una tribu, Amblyoponini y un género, *Paraprionopelta*, de ubicación incierta en la subfamilia. A esta subfamilia pertenece el enigmático género *Adetomyrma* de Madagascar (Ward 1994). En la Región Neotropical comprende los géneros *Amblyopone* y *Prionopelta* (depredadores y habitantes del suelo). Revisiones: Brown (1960), Lattke (1991) y Lacau y Delabie (2002).

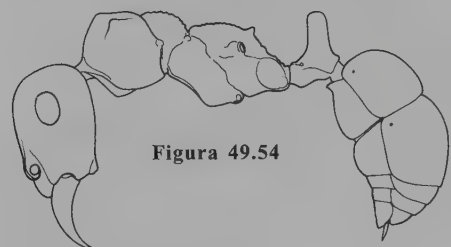


Figura 49.54

Subfamilia Ectatomminae

(Figura 49.54). Con los caracteres generales de los poneromorfos. Orificio de la glándula metapleural en perfil en forma de hendidura longitudinal a curvo-oblicua, delimitado por debajo con un borde de cutícula convexo, de tal forma que

el orificio queda orientado en posición dorsal (Bolton 2003). Amplia tribu de cazadoras, algunas de hábitos de nidificación y alimentación más flexibles. En el concepto de Brown (1958) comprendía varios taxones ahora separados en diferentes tribus por Lattke (1994). Dos tribus y tres géneros en el Neotrópico.

Tribu Ectatommini

Sutura promesonotal fusionada e inmóvil. El género más común en toda la región es *Ectatomma* (Kugler y Brown 1982), seguido por *Gnamptogenys* (Lattke 1995).

Tribu Typhlomymecini

Ojos ausentes. Monotípica, con pocas especies descritas en *Typhlomymex* (Brown 1965). Hábitos cazadores y habitantes del suelo.

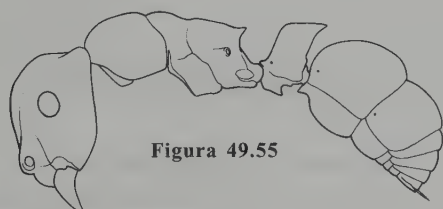


Figura 49.55

Subfamilia Heteroponerinae

(Figura 49.55). Con los caracteres generales de los poneromorfos. La carena media cefálica, surcos antenales y carena sobre el helcio son, según Bolton (2003), probables sinapomorfias para este grupo. Una tribu, Heteroponerini con dos géneros. Bolton (2003) ubica en esta subfamilia, y en posición incierta, *Aulacopone*. Sinopsis en Lattke (2003c).

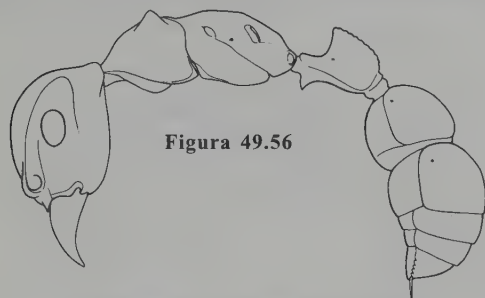


Figura 49.56

Subfamilia Paraponerinae

(Figura 49.56). Los surcos antenales, la reducción del tercer segmento abdominal, el peciolo con un pedúnculo largo y el hipopigo con espinas, son características únicas para esta subfamilia neotropical que comprende una tribu, un género

y una especie viviente (Bolton 2003). Separada de Ectatommini por Lattke (1994) como tribu, y ascendida a subfamilia por Bolton (2003). *Paraponera clavata* comprende hormigas de gran tamaño (hasta 3 cm) llamadas *congas*, *yanaves* o *24 horas*. Baroni Urbani (1994) describe una segunda especie fósil.

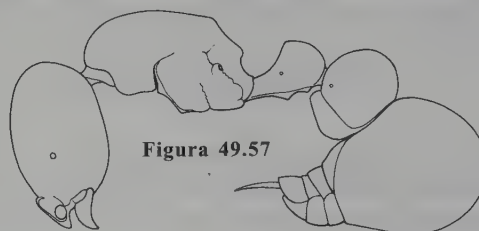


Figura 49.57

Subfamilia Proceratiinae

(Figura 49.57). Separada de Ectatommini por Lattke (1994) nuevamente como tribu válida, y ascendida a subfamilia por Bolton (2003), quien propone la exposición de los alvéolos antenales, y su proximidad al margen anterior de la cabeza, como posibles sinapomorfias. Comprende dos tribus y tres géneros.

Tribu Proceratiini

El cuarto tergo abdominal agrandado, muy ensanchado, el tergo hipertrofiado con respecto al reducido cuarto esterno (Bolton 2003). Aparentemente muy especializados en sus hábitos. Unas 22 especies en dos géneros, *Proceratium* y *Discothyrea* (Brown 1958; Lattke 1994; Baroni Urbani y de Andrade 2003).

Tribu Probolomymecini

Para Bolton (2003) las alas anteriores poseen una «vena estigmal», al parecer sólo presente en unas pocas *Cerapachys* dentro de Formicidae y frecuente en Chrysidoidea. Este autor también propone como característica de la tribu la expansión frontoclipeal en machos. Perrault (2000) propone crear una subfamilia para esta tribu. Se conoce un género con tres especies (Agosti 1995; O'Keefe y Agosti 1997).

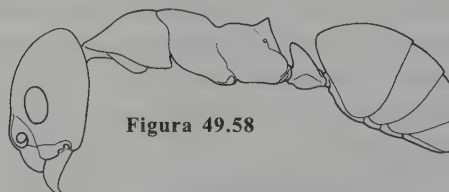


Figura 49.58

Subfamilia Dolichoderinae

(Figura 49.58). Al presente no se conocen sinapomorfias morfológicas sólidas que puedan separar a estas hormigas.

Sin embargo, Bolton (2003) propone como tal la hendidura que se forma en la unión entre pigidio e hipopigio. De acuerdo con el estudio de Shattuck (1992) las dolichoderinas son la única subfamilia con producción de monoterpénos ciclopentáenoides; otras probables características corresponden a estadios larvales. Dolichoderinae no posee el acidoporo en círculo y rodeado de pelos como en Formicinae. Brandão *et al.* (1999) estudian la filogenia de la subfamilia. Revisión genérica en Shattuck (1992) y catálogo en Shattuck (1994). Una tribu (Dolichoderini) con 10 géneros en el Neotrópico. Los géneros más comunes son *Azteca* (habitante de árboles como yarumos [Longino 1991]), *Dolichoderus* (género revisado por MacKay en 1993) y *Linepithema* (antes con el nombre *Iridomyrmex*), que incluye la hormiga argentina, importante plaga en EEUU.

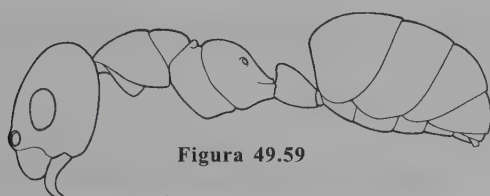


Figura 49.59

Subfamilia Formicinae

(Figura 49.59). Se caracteriza por la producción de ácido fórmico, acidoporo circular y rodeado de pelos (Figura 49.30) y ausencia de la glándula pigidial. Agosti (1991) explora las relaciones filogenéticas de algunos grupos de géneros. Bolton (2003) divide la subfamilia en dos grandes grupos y algunas tribus de posición incierta. El grupo tribal *lasiino* posee las metacoxas ampliamente separadas, el foramen peciolar largo y el margen ventral del peciolo en forma de U. Comprende tres tribus, dos de ellas presentes en el Neotrópico: Lasiini y Plagiolepidini. El grupo tribal formicino posee el espiráculo propodeal con forma de hendidura elíptica y comprende seis tribus, tres de ellas en la Región Neotropical. Bolton (2003) coloca dos tribus como de posición incierta, ninguna de ellas en América. Fernández (2003b) ofrece una sinopsis de los géneros de Formicinae.

Tribu Lasiini

Se caracteriza por la extensión lateral de la sutura tergosternal del tercer segmento abdominal. En el Neotrópico comprende los géneros, *Acanthomyops*, *Acropyga*, *Anoplolepis* (introducido), *Lasiophanes*.

Tribu Plagiolepidini

Bolton (2003) propone la inclinación anterior de la escama o peciolo, la fusión tergosternal completa en la base del tercer

segmento abdominal y el primer tergo del gáster, el cual cubre, así sea parcialmente, el peciolo, como sinapomorfias para esta tribu. Comprende en la Región Neotropical los géneros *Brachymyrmex*, *Myrmelachista* y *Paratrechina*.

Tribu Camponotini

Los alvéolos antenales se sitúan a distancia del margen posterior del clipeo. Un solo género en América, *Camponotus* (*Dendromyrmex* es sinónimo), con amplia variedad de hábitos y formas de alimentación. La mayoría habita en árboles, troncos caídos u hojarasca, en tierras bajas, aunque unas pocas especies llegan a la línea de páramos, por encima de los 3.500 m. Especies mono, di o polimórficas, algunas abundantes y ampliamente distribuidas en ambientes primarios, secundarios o intervenidos. Alrededor de unas 380 especies válidas desde México hasta la Argentina (MacKay, comunicación personal).

Tribu Formicini

En la parte ventral de la metatibia hay una fila longitudinal doble de sedas duras. Se han registrado los géneros *Formica* y *Polyergus* en México.

Tribu Gigantiopini

Un solo género monotípico, *Gigantiops*, el único formicino en este hemisferio con ojos de gran tamaño. Habitante del suelo en selvas bajas.

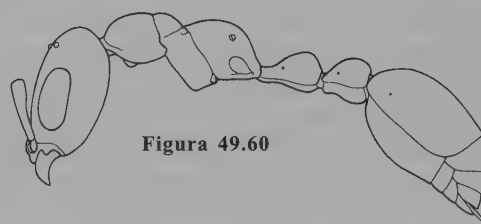


Figura 49.60

Subfamilia Pseudomyrmecinae

(Figura 49.60). Comprende hormigas básicamente arborícolas de cuerpos alargados, peciolo y postpeciolo, ojos grandes y aguijón bien desarrollados, escapo relativamente corto (Figura 49.37). Las larvas poseen *trophothylax*, una estructura única en las hormigas. La subfamilia comprende dos géneros en el Neotrópico, siendo *Pseudomyrmex* el más común y ampliamente distribuido. Varios complejos de especies presentan asociación con plantas, asociación que puede ser mutualista. Taxonomía y biología en Ward (1989, 1990, 1999).

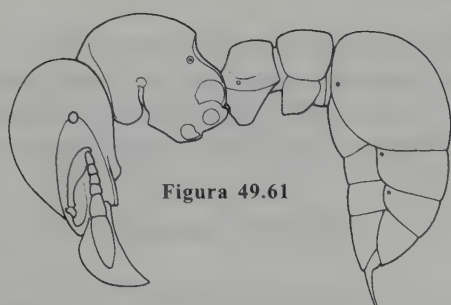


Figura 49.61

Subfamilia Agroecomyrmecinae

Tribu Agroecomyrmecini

Se conoce de varios géneros fósiles, y el género viviente *Tatuidris* con distribución desde México hasta Colombia. Figura 49.61.

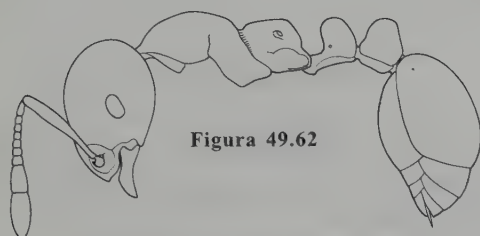


Figura 49.62

Subfamilia Myrmicinae

La subfamilia más grande y compleja de hormigas (Figura 49.62). Para Bolton (2003) las siguientes son sinapomorfias de la subfamilia: El orificio de la glándula metapleural tiene forma de hendidura longitudinal o cuña estrecha, el cual se abre dorsal a posterior dorsalmente, sin ninguna pestaña o reborde que lo cubra. Tergo y esterno del peciolo fusionados, igualmente convexos. Tergo y esterno del helcio forman más o menos un círculo en vista frontal, sin que ninguno de los ápices se sobreponga al otro. Los hábitos de comportamiento, nidificación y alimentación, son muy variados, desde nómadas y depredadoras hasta gigantescas colonias de cultivadoras de hongos. Sólo pocas tribus o géneros-grupo están aceptablemente definidas.

Bolton (2003) propone seis grupos tribales y deja cuatro grupos en posición incierta, dos de ellos (Myrmecini y Stegomyrmecini) presentes en la Región Neotropical.

Grupo de tribus dacetinos (Bolton 1999, 2003)

La cabeza se estrecha notoriamente antes de pasar por los alvéolos antenales. Las mandíbulas no se sobrelapan entre sí. Mandíbula o labro con pelos sensibles. Labro especializado. Carena preocular presente.

- **Tribu Basicerotini.** Bolton (2003) ofrece varias sinapomorfias para esta tribu, como el labro profundamente hendido y el lóbulo dorsal del tórulo hipertrofiado. Hormigas básicamente del hemisferio sur con formas de hábitos crípticos, habitantes de hojarasca. El género más común es *Octostruma*, común en hojarasca en alturas medias y bajas. Taxonomía de la tribu en Brown y Kempf (1967).

- **Tribu Dacetini.** Proceso basal mandibular cuticular en las márgenes internas de las mandíbulas. Dorso del labro modificado. Hormigas depredadoras, la mayoría con mandíbulas especializadas. Cuatro géneros en la Región Neotropical, siendo los más comunes *Strumigenys* y *Pyramica* (Bolton 1999, 2000).

- **Tribu Phalacromyrmecini.** Mandíbulas con dentición alternada. Catepisterno con un surco o impresión. Un género en los trópicos americanos.

Grupo de tribus cephalotinas

Postpeciolo con fusión tergosternal. Primer tergo gastral hipertrofiado. Ileo dilatado. Comprende dos tribus, una de ellas neotropical.

- **Tribu Cephalotini.** Proventrículo en forma de hongo. Hormigas arborícolas con tegumentos duros y espinosos. La tribu se redujo recientemente a dos géneros, siendo el más común *Cephalotes* (De Andrade y Baroni 1999).

Grupo de tribus attinos

Extensión anteclepeal amplia y diferenciada del resto de la cápsula craneana. Esta agrupación comprende dos tribus, ambas neotropicales.

- **Tribu Attini.** Endémica de América y con amplia distribución, incluye formas que utilizan hongos para la alimentación de la colonia, desde formas relativamente simples (que usan restos orgánicos de variable origen) hasta las sofisticadas colonias de las cortadoras de hojas (Weber 1972). Los géneros más comunes son *Atta*, *Acromyrmex* y *Cyphomyrmex*. Los dos primeros pueden ser importantes plagas pues se comportan como hervívoros que atacan cultivos. Schultz y Meier (1995) establecen la monofilia de la tribu y las relaciones internas.

- **Tribu Blepharidattini.** Grupo no muy definido desde el punto de vista filogenético. Comprende dos géneros, uno de ellos, *Wasmannia*, con una especie que se ha convertido en plaga en algunas partes, donde se le denomina pequeña hormiga del fuego.

Grupo de tribus solenopsidinas

Clípeo modificado: La porción posterior se estrecha entre los lóbulos frontales y la porción media se eleva y presenta generalmente dos carenas longitudinales.

- *Tribu Solenopsidini*. Corresponde al grupo de géneros *Solenopsis* de Bolton (1987) y *Pheidologetonini* (Bolton 2003). Tribu de amplia distribución que comprende uno de los géneros más comunes en los trópicos del Nuevo Mundo, *Solenopsis* con taxonomía pobremente conocida. La hormiga del fuego, importante plaga en EEUU, corresponde a este grupo. Varias especies diseminadas por el hombre, en el género *Monomorium*, son plagas domésticas. Fernández (2004) revisa la fauna de *Carebara* (incluyendo *Oligomyrmex*) del Hemisferio Occidental.

- *Tribu Stenammini*. No se conocen sinapomorfias. En la Región Neotropical comprende varios géneros habitantes de hojarasca, en los que destacan *Rogeria* (Kugler 1994) y *Lachnomyrmex*.

- *Tribu Adelomyrmecini*. Los pelos de la parte interna del margen masticador de las mandíbulas están modificados en forma de sedas lameliformes. Dos géneros en América, *Adelomyrmex* y *Cryptomyrmex* (Fernández 2003).

Grupo de tribus myrmicino

Bolton (2003) ubica cinco tribus en esta agrupación, que carece de sinapomorfias; las características que las unen son simplesiomorfias.

- *Tribu Lenomyrmecini*. Las mandíbulas no se cruzan cuando están cerradas; el borde masticador posee numerosos dientes como microclavijas. Este tipo de dentición es único en Myrmicinae. Comprende un género, *Lenomyrmex*, con 6 especies desde Costa Rica a Ecuador (Fernández y Palacio 1999; Fernández 2001).

- *Tribu Myrmicini*. Se considera la más generalizada en Myrmicinae. Representada en la Región Neotropical por *Hylomyrma*, de selva húmeda, y *Pogonomyrmex*, típica de

zonas abiertas (Taber 1998).

- *Tribu Pheidolini*. Promesonoto abombado, generalmente seguido de un surco profundo transverso. Comprende uno de los géneros más comunes y conspicuos en todo el Mundo, *Pheidole*, con alrededor de 500 especies en la Región Neotropical (Wilson 2003). El otro género en la región es *Aphaenogaster*.

- *Tribu Tetramotriini*. El aguijón está acompañado de un apéndice espatulado o lameliforme, y en el macho el segundo segmento del funículo de la antena alargado. En la Región Neotropical se limita a *Tetramorium*, con algunas de sus especies introducidas en el continente (Bolton 1976).

Grupo de tribus formicoxenino

Bolton (2003) ubica en esta agrupación seis tribus. Este grupo carece de sinapomorfias.

- *Tribu Crematogastrini*. Helcio muy agrandado. Comprende un solo género, *Crematogaster*, muy común en todas partes, habitante sobre todo de árboles donde puede constituir elemento dominante en mosaicos de especies. Bolton (2003) añade en esta tribu a *Recurvidris*, del Viejo Mundo.

- *Tribu Formicoxenini*. No se conocen sinapomorfias. Incluye los nombres *Cardiocondyliini* y *Leptothoracini*. En el Neotrópico comprende los géneros *Cardiocondyla*, *Nesomyrmex*, *Ochetomyrmex*, *Themnothorax* y *Xenomyrmex*. Este último a su vez incluye algunas especies ampliamente diseminadas por el hombre.

Tribus de posición incierta en Myrmicinae

- *Tribu Stegomyrmecini*. No se conoce sinapomorfia alguna para esta tribu. Taxón monotípico rara vez coleccionado (Diniz 1990).

- *Tribu Myrmecini*. Margen anterior del labro forma un ángulo abrupto hacia abajo. En la Región Neotropical se conoce el género *Perissomyrmex*.

Agradecimientos

Expresamos nuestro reconocimiento a todos los colegas y amigos myrmecólogos que de una u otra forma contribuyeron con información para documentar este capítulo; entre

ellos Barry Bolton, William Brown (fallecido), John E. Latke, William P. MacKay y Phillip S. Ward. A todos ellos, muchas gracias.

Literatura citada

- Agosti, D. 1991. Revision of the Oriental ant genus *Cladomyrma*, with an outline of the higher classification of the Formicinae. *Systematic Entomology* 16:293-310.
- Agosti, D. 1995. A revision of the South American species of the ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of New York Entomological Society* 102:429-434.
- Agosti D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). 2000a. *Sampling ground-dwelling ants: Case studies from the worlds' rain forests curtain*. University of Technology, Australia.
- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). 2000b. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Andersen, A. N. 1997. Using ants as bioindicators: Multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology Online* 1(1):8.
- de Andrade, M. L. 1998. Fossil and extant species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Revue de Zoologie* 105(3):581-664.
- de Andrade, M. L. 2001. A remarkable Dominican amber species of *Cylindromyrmex* with Brazilian affinities and additions to the generic revision (Hymenoptera: Formicidae). *Beiträge zur Entomologie* 51(1):51-63.
- de Andrade, M. L. y C. Baroni-Urbani. 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B (Geologie und Paläontologie)* 271:1-889.
- Baroni-Urbani, C. 1984. Clave para la determinación de los géneros de hormigas neotropicales. *Graellsia* 39:73-82.
- Baroni-Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behavior in evolutionary processes. *Ethology Ecology and Evolution* 1:137-168.
- Baroni-Urbani, C. 1994. The identity of the Dominican *Paraponera* (amber collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. 5: Ponerinae, partim). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B (Geologie und Paläontologie)* 197:1-9.
- Baroni-Urbani, C. 2003. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of the usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories. *Insectes Sociaux* 40:233-260.
- Baroni-Urbani, C. y M. L. de Andrade. 2003. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record (Hymenoptera: Formicidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 36:1-492.
- Baroni-Urbani, C., B. Bolton y P. S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants. *Systematic Entomology* 17:301-329.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bhatkar, A. y W. H. Whitcomb. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist* 53(4):229-232.
- Bolton, B. 1976. The ant tribe Tetramoriini. Constituent genera, review of smaller genera and revision of *Triglyphotrix* Forel. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* 34:281-379.
- Bolton, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of the Afrotropical *Monomorium* Mayr. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* 54:263-452.
- Bolton, B. 1990a. Abdominal characters and status of the cerapachyine ants. *Journal of Natural History* 24:53-68.
- Bolton, B. 1990b. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section. *Journal of Natural History* 24:1339-1364.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 1995a. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa. *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Bolton, B. 1995b. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bolton, B. 1999. Ant genera of the tribe Dacetoniini (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 33:1639-1689.
- Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute* 65(parts 1-2):1-1065.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 71:1-370.
- Bolton, B. y W. L. Brown. 2002. *Loboponera* gen.n. and a review of the Afrotropical *Plectroctena* genus group. *Bulletin of the Natural History Museum* 71:1-18.
- Bourke, A. F. G. y N. R. Franks. 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press, NJ.
- Brady, S. G. y P. S. Ward. 2005. Morphological phylogeny of army ants and others dorylomorphs (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 30(4):593-618.
- Brandão, C. R. F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Revista Brasileira de Entomologia* 35:319-412.
- Brandão, C. R. F., C. Baroni-Urbani, J. Wagensberg y C. I. Yamamoto. 1999. New *Technomyrmex* in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny. *Entomologica Scandinavica* 29:411-428.
- Brandão, C. R. F., J. L. M. Diniz, D. Agosti y J. Delabie. 1999. Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. *Systematic Entomology* 24:17-36.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28(1-2):233-249.
- Brown, K. S. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators, pp. 349-404, en: Collins, N. M. y J. A. Thomas (eds.). *Conservation of insects and their environments*. Academic Press, London.
- Brown, W. L. 1958. Contributions toward the reclassification of Formicidae. 2. Tribe Ectatommini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 118:175-362.
- Brown, W. L. 1960. Contributions toward the reclassification of Formicidae. 3. Tribe Amblyoponini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 122:145-230.

- Brown, W. L. 1965. Contributions toward the reclassification of Formicidae. 4. Tribe Typhlomyrmecini. *Psyche* 72:65-78.
- Brown, W. L. 1975. Contributions toward the reclassification of Formicidae. 5. Ponerinae, tribes Platythyreini Cerapachyini, Cyldromyrmecini, Acantostichini, and Aenictogitini. *Search Agriculture* 15:1-115.
- Brown, W. L. 1976. Contributions toward the reclassification of Formicidae. Part 6. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica (N. S.)* 19:67-171.
- Brown, W. L. 1978. Contributions toward the reclassification of Formicidae. Part 6. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and bibliography. *Studia Entomologica (N. S.)* 20:549-652.
- Brown, W. L. y W. Kempf. 1967. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Entomologica (N. S.)* 3:161-250.
- Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69:1138-1152.
- Davidson, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.
- Davidson, D.W. y D. McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2:13-83.
- Diniz, J. L. M. 1990. Revisão sistemática da tribo Stegomyrmecini, com a descrição de uma nova espécie. *Revista Brasileira de Entomologia* 34:277-295.
- Dlussky, G. M., D. J. Brothers y A. P. Rasnitsyn. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. *Insect Systematics and Evolution* 35:1-13.
- Fernández, F. 2000. Sistemática y filogenia de los himenópteros de la Región Neotropical: Estado del conocimiento y perspectivas, pp. 211-231, en: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRI-BES 2000 m3m*. Vol. 1. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- Fernández, F. 2001. Hormigas de Colombia. IX: Nueva especie de *Lenomyrmex* (Formicidae: Myrmicinae). *Revista Colombiana de Entomología* 27(3-4):201-204.
- Fernández, F. 2003a. Revision of the myrmicine ants of the *Adelomyrmex* genus-group. *Zootaxa* 361:1-52.
- Fernández, F. 2003b. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá.
- Fernández, F. 2004. Revision of the myrmicine ant genus *Carebara* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) in the Western Hemisphere. *Caldasia* 26(1):191-238.
- Fernández, F. y E. E. Palacio. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24:7-16.
- Fernández, F. y E. E. Palacio. 2003. Sistemática y filogenia de las hormigas: Breve repaso a propuestas, pp. 29-40, en: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Gotwald, W. H. 1995. *Army ants: The social biology of predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in Cretaceous amber from New Jersey (Hymenoptera: Formicidae), and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationship. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Hashimoto, Y. 1991. Phylogenetic study of the family Formicidae based on the sensillum structures on the antennae and labial palpi. *Japanese Journal of Entomology* 59:125-140.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Huxley, C. R. y D. F. Cutler (eds.). 1991. *Ant-plant interactions*. Oxford Science Publications, Oxford.
- Imai, H. T., R. W. Taylor, M. W. J. Crosland y R. H. Crozier. 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. *Japanese Journal of Genetics* 69:159-185.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 15(1-4):3-344.
- Kempf, W. W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr. *Studia Entomologica (N.S.)* 18:95-126.
- Kistner, D. H. 1982. The social insects' bestiary, pp. 1-244, en: Hermann, H. R. (ed.). *Social insects*. Vol. 3. Academic Press, New York.
- Kugler, C. 1994. A revision of the ant genus *Rogeria* with description of the sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:17-89.
- Kugler, C. y W. L. Brown. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. *Search Agriculture* 24:1-7.
- Lacau, S. y J. C. H. Delabie. 2002. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 107(1):33-41.
- Lattke, J. E. 1991. Studies of Neotropical *Amblyopone* Erichson. *Contributions in Science* 428:1-7.
- Lattke, J. E. 1993. La identificación de los géneros neotropicales: claves para su identificación, pp. 145-170, en: Jaffé, K. *El mundo de las hormigas*. Equinoccio, Caracas.
- Lattke, J. E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants. *Entomologica Scandinavica* 25:105-119.
- Lattke, J. E. 1995. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4:137-193.
- Lattke, J. E. 2003a. Biogeografía de las hormigas neotropicales, pp. 89-96, en: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá.

- Lattke, J. E. 2003b. Conservación de una colección de hormigas, pp. 211-218, en: Fernández, C. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá.
- Lattke, J. E. 2003c. Subfamilia Ponerinae, pp. 261-276, en: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* 71:649-653.
- Longino, J. T. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), pp. 35-42, en: Trager, J. C. (ed.). *Advances in Myrmecology*. Leiden, E. J. Brill.
- Longino, J. T. 1991. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting ants *Azteca* ants. *Journal of Natural History* 25:1571-1602.
- Longino, J. T. 2003. A new Costa Rican species of *Leptanilloides* (Hymenoptera: Formicidae: dorykine section: Leptanilloidinae). *Zootaxa* 264:1-6.
- Longino, J. T. y R. K. Colwell. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: Capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7(4):1263-1277.
- MacKay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22(1):1-148.
- MacKay, W. P. 1996. Revision of the ant genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 27(2):129-179.
- MacKay, W. P. y S. B. Vinson. 1989. A guide of the species identification of the New World ants. *Sociobiology* 16:3-47.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on ant diversity, pp. 115-141, en: LaSalle, J. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Oxford.
- O'Keefe, S. y D. Agosti. 1997. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society* 105:190-192.
- Palacio, E. E. 1999. Hormigas legionarias (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) de Colombia, pp. 117-189, en: Amat, G., G. Andrade y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 2. Universidad Nacional de Colombia y Academia Colombiana de Ciencias, Bogotá D. C.
- Palacio, E. E. y F. Fernández. 2003. Claves para las subfamilias y géneros, pp. 233-259, en: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Pearson, D. y F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* 6(3):376-391.
- Perrault, G. H. 2000. Les *Probolomyrmecinae*, nouvelle sous-famille pour le genre *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 105(3):253-272.
- Romero, H. y K. Jaffé. 1989. A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera: Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21(4):348-352.
- Saks, M. E. y C. R. Carroll. 1980. Ant foraging in Tropical agro-ecosystems. *Agro-Ecosystems* 6:177-188.
- Schultz, T. R. y R. Meier. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Myrmicinae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20:337-370.
- Shattuck, S. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae. *Sociobiology* 21:1-181.
- Shattuck, S. 1994. Taxonomic catalog of the ant subfamilies Aneuretinae and Dolichoderinae. *University of California Publications in Entomology* 112:1-241.
- Taber, S. W. 1998. *The world of the harvester ants*. A & M University Press, College Station, Texas.
- Van der Meer, R. K., K. Jaffé y A. Cedeño (eds.). 1990. *Applied myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder.
- Ward, P. S. 1989. Systematic studies on pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25:393-468.
- Ward, P. S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae: generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15:449-489.
- Ward, P. S. 1994. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. *Systematic Entomology* 19(2):159-175.
- Ward, P. S. 1999. Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus* group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126:451-540.
- Ward, P. S. y S. G. Brady. 2003. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmecinae (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Systematics* 17:361-386.
- Ward, P. S., B. Bolton, S. O. Shattuck y W. L. Brown. 1996. A bibliography of ant systematics. *University of California Publications in Entomology* 116:1-417.
- Watkins, J. F. 1976. *The identification and distribution of New World army ants*. Texas University Press, Waco.
- Way, M. J. y K. C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Weber, N. A. 1972. *Gardening ants, the attines*. American Philosophical Society, Philadelphia.
- Wheeler, G. C. 1956. *Myrmecological orthoepy and onomatology*. University of North Dakota Press.
- Wheeler, G. C. y J. Wheeler. 1976. Ant larvae: review and synthesis. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 7:1-108.
- Wheeler, W. M. 1910. Ants, their structure, development and behavior. *Columbia University Biological Series* 9:1-663.
- Wilson, E. O. 2003. *The genus Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. y B. Hölldobler. 2005. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(21):7411-7414.

CAPÍTULO 50

Familia Vespidae

C. E. Sarmiento y J. M. Carpenter

Diagnosis

El grupo se distingue por las siguientes características: pronoto extendido lateralmente hasta la tégula, presencia de espinas en los parámetros de la genitalia masculina y colocación de huevos en celdas vacías (Carpenter 1982). La celda discoidal llega a ser tan o más larga que la mitad del ala en muchas especies pero no ocurre en Gayellini (Carpenter 1982, 1988). El carácter de las alas dobladas longitudinalmente no se presenta en Masarinae en Sudamérica, y puede desaparecer en algunos especímenes de museo.

Los véspidos son insectos de entre 5.5 a 25.0 mm de longitud con diversas coloraciones que van desde completamente amarillo hasta negro o azul

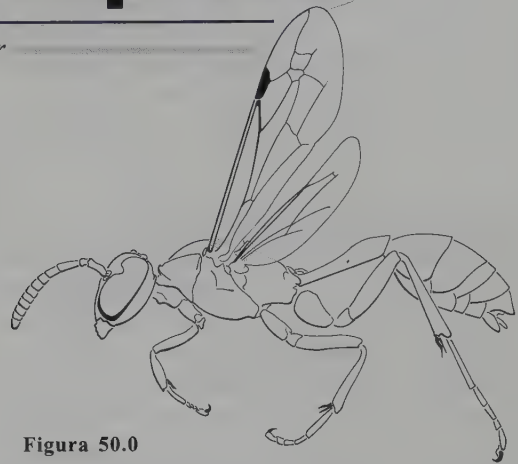


Figura 50.0

oscuro. Ambos sexos tienen las alas completamente desarrolladas. Las antenas tienen 12 artejos en las hembras y 13 en los machos y es frecuente el gancho apical. Los ojos presentan emarginaciones. El primer tergo y el esterno metasomal están fusionados parcialmente. Por lo general hay una constricción característica entre el primer y segundo segmento metasomal (Figura 50.0).

Clasificación y distribución

La familia Vespidae cuenta en la actualidad con unas 4.500 especies, 268 géneros y 7 subfamilias, una de ellas extinta (Van der Vecht y Carpenter 1990; Brothers y Finnamore 1993 1993; Carpenter y Marques 2001). La familia está distribuida por todo el mundo aunque los trópicos tienen la mayor riqueza. El grupo está estrechamente relacionado con las familias Scoliidae y Formicidae dentro de Vespoidea (Brothers y Carpenter 1993).

La subfamilia extinta Priorvespinae comprende un género y 6 especies registradas en Asia Central. La subfamilia viviente más basal en los cladogramas y una de las más antiguas es Euparagiinae, de ella se cuentan 9 especies vivientes que habitan en la región seca de Norteamérica. La subfamilia Masarinae cuenta con cerca de 298 especies distribuidas en 14 géneros y está muy diversificada en las regiones secas de Australia, sur de África y Mediterráneo (Carpenter 1997). En el Neotró-

pico es muy rara aunque *Trimeria* y *Gayella* son localmente abundantes en algunas partes del sur de Sudamérica (West-Eberhard *et al.* 1995). Se divide en dos tribus: Masarini y Gayellini. Los géneros *Ceramiopsis*, *Trimeria* y *Gayella* se encuentran en la región patagónica, *Pseudomasaris* en el sur de Norteamérica y México y *Paramasaris* está distribuida por todo el Neotrópico (Carpenter 1988). La subfamilia Eumeninae es la más rica con más de 3.200 especies distribuidas en 210 géneros que habitan en todo el mundo (Brothers y Finnamore 1993). Su taxonomía requiere mucha revisión ya que ha sufrido fuertes procesos de fraccionamiento y en algunos casos es poco menos que caótica (Parker y Bohart 1966; Van der Vecht y Carpenter 1990).

La subfamilia Stenogastrinae comprende 53 especies y 7 géneros y se encuentra en la región tropical asiática. La subfamilia Vespinae cuenta con 67 especies agregadas en 4 géneros, originalmente holárticos, pero hoy introducidas a varias regiones como Chile, Australia y Sudáfrica (West-Eberhard *et al.* 1995). La subfamilia Polistinae es cosmopolita aunque

gran parte de sus 942 especies, agrupadas en 26 géneros, habitan en el Neotrópico (Brothers y Finnamore 1993). Dentro de esta subfamilia se encuentran tres tribus neotropicales: Polistini con el género *Polistes* también de distribución mundial; Mischocyttarini con el género *Mischocyttarus* fundamentalmente neotropical, y Epiponini con 20 géneros neotropicales y algunas especies que se extienden hasta la Región Neártica. La cuarta tribu de la subfamilia, Ropalidiini, tiene 4 géneros que habitan en el Viejo Mundo.

Biología

En el Neotrópico, los véspidos se encuentran en gran variedad de hábitat desde el nivel del mar hasta los 4.000 metros de altitud (Sarmiento 1997). Los adultos usan como fuente de alimento el néctar (Heithaus 1979), que pueden almacenar en las celdas del nido (Richards 1978); recurren también a sustancias almibaradas que proveen «homópteros», o toman pedazos de animales muertos (O'Donnell 1995). Las larvas son alimentadas de manera masiva o progresiva con larvas y néctar de flores, o con este último solamente. En Eumeninae las presas son paralizadas y suavemente maceradas sin romper el exoesqueleto, mientras que en Polistinae éstas se cortan y mastican hasta formar una bola; a veces los adultos solamente entregan a sus crías el líquido extraído de la presa (West-Eberhard *et al.* 1995).

Las larvas son criadas en nidos de barro o pulpa de madera que los adultos construyen, usurpan o adecuan. En general son lisas pero en el género *Mischocyttarus* exhiben lóbulos abdominales que evierten cuando los adultos solicitan líquidos agresivamente. Mientras las larvas de Eumeninae tejen un delgado capullo de seda, las larvas de Polistinae producen solamente una gruesa tapa de seda en la celda.

Las subfamilias Eupragiinae, Stenogastrinae, Eumeninae y Masarinae son solitarias o primitivamente eusociales (Cowan 1991). En la subfamilia Eumeninae las celdas van desde simples orificios preexistentes apenas adecuados, hasta complejas galerías compartidas por algunas hembras. Masarinae es la única subfamilia de Vespidae que alimenta sus larvas exclusivamente con polen y néctar. Construyen los nidos en diversos lugares como el suelo, adosados a rocas, o en ramas (West-Eberhard *et al.* 1995). Estudios de sus hábitos para coleccionar polen revelan muchas convergencias estructurales y comportamentales con algunos Apoidea entre las que existen modificaciones de las sedas de la frente y zumbidos especializados que remueven el polen de flores de pétalos fusionados (Müller 1996).

El comportamiento social de las subfamilias Polistinae, Stenogastrinae y Vespinae ha despertado gran interés. Jeanne (1980), basado principalmente en la forma de inicia-

ción de la colonia, agrupa éste en tres categorías: polistinas fundadoras solitarias, donde una o varias reinas sin obreras acompañantes inician la colonia; polistinas enjambradoras, en las que una o varias reinas con muchas obreras comienzan la colonia, y las «Vespinae», en las que se aprecian características similares al comportamiento de *Apis mellifera* L. como el control de la colonia mediante feromonas.

Las castas son principalmente de carácter etéreo, es decir que el mismo individuo desempeña distintas labores según su edad. La diferenciación morfológica es escasa y se manifiesta en el mayor o a veces menor tamaño de las reinas frente a las obreras (Richards 1978; Jeanne *et al.* 1995). Dentro de una colonia pueden existir una o varias hembras reproductoras; en Polistinae su dominancia depende de factores comportamentales al ser más agresivas sobre las otras y de esta manera reprimir su desarrollo ovárico; en Vespinae el sistema depende de la producción de hormonas que controlan el desarrollo ovárico de las avisas (Landolt y Akre 1979; Spradbery 1991).

Existe gran diversidad estructural en los nidos de la subfamilia Polistinae ya que se encuentran desde panales simples suspendidos del sustrato por delgados pedicelos, hasta complejas estructuras con muchos conductos, panales y diversidad de soportes externos e internos; el material de construcción también es variado e incluye barro, fibras vegetales, corteza macerada y secreciones glandulares (Wenzel 1991). Actualmente se reconoce que la estructura de los nidos está sometida a la incidencia de dos factores: la historia evolutiva del grupo y las recientes adaptaciones a presiones de selección por depredación (Wenzel 1991).

Dentro de los enemigos naturales de las avisas se encuentran himenópteros parasitoides, polillas, murciélagos y aves (West-Eberhard *et al.* 1995); no obstante, varios estudios señalan a las hormigas Ecitoninae como las principales responsables de la depredación de nidos (Jeanne 1979; Wenzel 1991).

Si bien el aguijón es una de las características más conocidas que usan las avisas como sistema defensivo, los nidos presentan complejos tipos de defensa contra las hormigas legionarias; una estrategia es la fijación del nido al sustrato mediante delgadísimos pedicelos que pueden estar barnizados con una sustancia repelente contra las hormigas; otra estrategia es la elaboración de una estructura muy compleja con una entrada restringida y fácilmente defendible. Muchas especies anidan en árboles ocupados por hormigas del género *Azteca* quienes con su vigorosa capacidad de rechazar los embates de las legionarias, sirven de barrera contra estas eficaces depredadoras (Wenzel 1991). Otros mecanismos de defensa muy interesantes involucran el recubrimiento de la superficie del nido con lípidos de olor similar a los de la cubierta de hormigas *Azteca* (West-Eberhard *et al.* 1995).

Clave para las subfamilias y tribus neotropicales de Vespidae

Esta propuesta se desarrolló a partir de las claves de Carpenter (1982, 1996), Cubillos y Sarmiento (1996) y West-Eberhard *et al.* (1995). Las figuras son modificaciones de los trabajos de Matsuura y Yamane (1984) y Sarmiento (1997).

- 1 Ala anterior con el borde apical de la celda marginal trunco o redondeado (Figura 50.1); fémur medio sin anillo basal; primera celda discal más corta que la sub-basal; subfamilia Masarinae 2
- Ala anterior con el borde apical de la celda marginal agudo (Figura 50.2); primera celda discal más larga que la sub-basal 3
- 2(1) Ala anterior con dos celdas submarginales; Cu1 del ala posterior forma un ángulo agudo con la cu-a (Figura 50.3); escudelo se proyecta por encima del metanoto; segmentos abdominales III-VI no retráctiles **Masarini**
- Ala anterior usualmente con tres celdas submarginales, cada vena recurrente está conectada a celdas submarginales distintas (Figura 50.4); Cu1 del ala posterior distanciada del cu-a (Figura 50.5); escudelo no se proyecta sobre el metanoto; segmentos metasomales III-IV retráctiles **Gayellini**
- 3(1) Paratégula presente (lóbulo que se proyecta de la esquina posterolateral del mesoescudo) (Figuras 50.31, 50.32); uñas usualmente bífidas; placa lingual posterior más larga que ancha; solitarios o subsociales **Eumeninae**
- Paratégula ausente 4
- 4(3) Coxa posterior con una carena dorsal en la parte posterior; ala posterior sin lóbulo jugal (Figura 50.6). EEUU-norte de Guatemala, introducida del Neártico al sur de Chile y Argentina **Vespinae**
- Coxa posterior sin carena dorsal; ala posterior usualmente con lóbulo jugal; coxa posterior sin carena dorsal; eusociales; subfamilia Polistinae 5
- 5(4) Borde apical de los segmentos 3 y 4 de los tarsos medio y posterior claramente asimétrico (Figura 50.7); usualmente el primer tergo abdominal es un peciolo alargado ... **Mischocyttarini** (*Mischocyttarus*)
- Borde apical de los segmentos 3 y 4 de los tarsos medio y posterior claramente simétrico 6
- 6(5) Orificio propodeal estrecho, en forma de hendidura, tres o más veces más largo que ancho (Figura 50.8); carena pronotal notoria casi llega hasta su ángulo inferior (Figura 50.10); en vista dorsal, primer segmento abdominal en

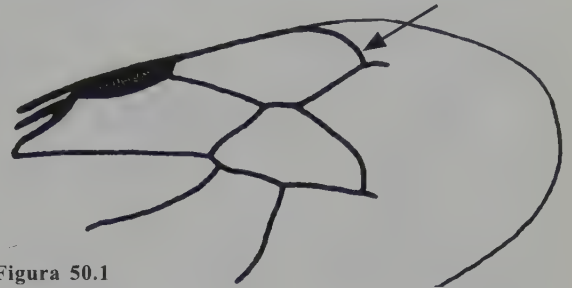


Figura 50.1



Figura 50.2

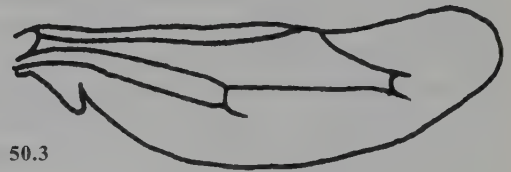


Figura 50.3



Figura 50.4

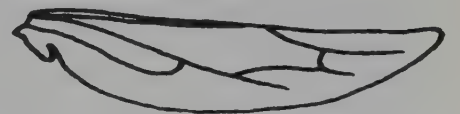


Figura 50.5



Figura 50.6

- forma de cono (Figura 50.8) **Polistini** (*Polistes*)
 - Orificio propodeal redondeado, longitud no más de dos veces el ancho (Figura 50.9); carena pronotal variable **Epiponini**



Figura 50.7



Figura 50.8



Figura 50.9



Figura 50.10

Clave para los géneros neotropicales de Masarinae

Esta clave se realizó a partir de los trabajos de Richards (1962) y Carpenter (1982, 1988).

Richards (1962) provee claves para los géneros y especies de la subfamilia, incluidas aquellas del Nuevo Mundo. Sólo un género ha sido descrito posteriormente, *Paragayella* (Giordani-Soika, 1974) pero fue sinonimizado con *Gayella* por Carpenter (1988); *Microtrimeria* fue sinonimizado con *Trimeria* (Van der Vecht y Carpenter 1990; Carpenter 2001). Claves para especies: *Ceramiopsis* (Garcete-Barrett y Carpenter 2000); *Trimeria* (Richards 1962); *Paramasaris* y *Gayella* (Carpenter 1988).

Nuevas especies descritas para el Neotrópico en los siguientes géneros: *Gayella* (Willink 1963; Willink y Ajmat de Toledo 1979), *Paramasaris* (Giordani-Soika 1974), *Trimeria* (Fritz 1968).

Cambios nomenclaturales al nivel de especie han sido publicados por Willink y Roig-Alsina (1993), y Garcete-Barrett y Carpenter (2000). Las figuras son modificaciones del trabajo de Sarmiento (1997).

- 1 Ala anterior con dos celdas submarginales; Cu1 del ala posterior forma ángulo agudo con la cu-a (Figura 50.3); escudelo se proyecta por encima del metanoto; segmentos metasomales III a VI, no retráctiles (Masarini) 2
 - Ala anterior usualmente con tres celdas submarginales; cada vena recurrente está conectada a celdas submarginales distintas (Figura 50.4); Cu1 del ala posterior distanciada del cu-a (Figura 50.5); escudelo no proyectado sobre el metanoto; segmentos metasomales III-IV retráctiles (Gayellini) 3

- 2(1) Clípeo trunco y obtusamente afilado; labro claramente escondido; palpos labiales con 6 segmentos; carena occi-



Figura 50.11



Figura 50.12



Figura 50.13



Figura 50.14

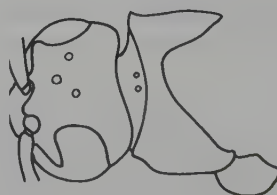


Figura 50.15



Figura 50.16

- pital ausente; ala anterior con celda marginal 3R1 no más estrecha dorsalmente que ventralmente (Figura 50.4); Culb y 1A usualmente con un ángulo distintivo; Brasil, Argentina a Bolivia *Ceramiopsis*
- Clípeo emarginado, así sea levemente; labro muy expuesto; palpos labiales con 3 segmentos; carena occipital presente; Argentina, Brasil, Paraguay a Bolivia *Trimeria*

- 3(1) Pronoto con dos carenas transversas (Figura 50.11); clípeo emarginado a trunco (Figura 50.12); último tergo no emarginado ni biespinado apicalmente; América tropical *Paramasaris*
- Pronoto con una carena transversa; clípeo con ápice agudo o redondeado (Figura 50.13); extremo del último tergo ampliamente emarginado y biespinado (Figura 50.14); Patagonia *Gayella*



Figura 50.17

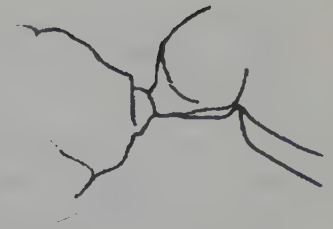


Figura 50.18



Figura 50.19



Figura 50.20

Clave para los géneros neotropicales de Eumeninae

Se sigue principalmente el trabajo de Carpenter y Garcete-Barrett (2002). También se incluyen los estudios de Willink (1982), Giordani-Soika (1978, 1990) y Sarmiento (1997).

No existen trabajos comprehensivos como los descritos en Polistinae y Masarinae, excepto por claves para los siguientes grupos: *Alphamenes* (Giordani-Soika 1978), *Argentozechus* (Stange 1979), *Brachymenes* (Giordani-Soika 1978), *Cephalastor* (Garcete-Barrett 2001, 2002), *Cyphomenes* (Giordani-Soika 1978), *Eumenes* (Giordani-Soika 1978), *Hypalastoroides* (Giordani-Soika 1982), *Incodynerus* (Willink 1969), *Laevimenes* (Giordani-Soika 1978), *Leptochilus* (Parker 1966), *Minixi* (Giordani-Soika 1978), *Monobia* (Willink 1982), *Montezumia* (Willink 1982), *Omicron* (Giordani-Soika 1978), *Pachodynerus* (Willink y Roig-Alsina 1998), *Pachymenes* (Giordani-Soika 1990), *Pachymini* (Giordani-Soika 1978), *Parahaphidoglossa* (Giordani-Soika 1978), *Pirhosigma* (Giordani-Soika 1978), *Pseudacaromenes* (Giordani-Soika 1990), *Pseudodynerus* (Bequaert 1941), *Santamenes* (Giordani-Soika 1990), *Stenodynerus* (principalmente neárticas, Bohart 1980), *Stenosigma* (Giordani-Soika 1978), *Zeta* (Giordani-Soika 1975) y *Zethus* (Bohart y Stange 1965; Stange 1997). Las figuras son modificaciones de los trabajos de Carpenter y Garcete-Barrett (2002) y Sarmiento (1997, 1999).

- 1 Cara anterior del pronoto con dos foveas medias (Figura 50.15), en algunas especies pueden ser contiguas (Figura 50.21) o muy débiles; tégula muy convexa, abruptamente expandida y ampliamente redondeada posterolateralmente (Figura 50.16) 2
- Cara anterior del pronoto sin dos foveas, a veces con



Figura 50.21



Figura 50.22



Figura 50.23



Figura 50.24



Figura 50.25



Figura 50.26



Figura 50.27



Figura 50.28

- impresiones superficiales o un hoyuelo central (algunos *Ancistroceroides*); tégula de variadas formas, usualmente menos convexa (Figuras 50.31-50.32) 5
- 2(1) Valva propodeal alargada, libre de la carena submarginal posteriormente, extendiéndose como una lámina rectangular (Figuras 50.19-50.20); especialmente en las hembras, vértex en marcado declive detrás de los ocelos (Figura 50.17); pronoto con la cara anterior gruesamente punteada; carena transversal en la cima de la declividad anterior del tergo I (Figuras 50.18-50.19); metanoto con una cresta transversal, a veces leve; México a Paraguay *Cephalastor*
- Valva propodeal no está libre posteriormente y nunca rectangular (Figura 50.18); vértice usualmente sin declive, pronoto con o sin punteado; tergo I con o sin carena transversal; metanoto dorsalmente convexo, sin cresta 3
- 3(2) Fóveas pronotales contiguas (Figura 50.21); tergo I con carena transversal (Figuras 50.18, 50.19); carena pronotal se proyecta en los ángulos humerales (Figura 50.21); en perfil, esterno II trunco anteriormente (Figura 50.18); último segmento de la antena del macho oblicuamente trunco, a menudo mayor que el segmento precedente (Figura 50.22); Belice a Argentina *Hypancistrocerus*
- Fóveas pronotales separadas (Figura 50.15); tergo I con o sin carena transversal; carena pronotal proyectada o no; esterno II trunco o no; antena del macho con el último segmento afinándose regularmente hacia el ápice (Figura 50.24) 4
- 4(3) Tergo II liso basalmente, formando un acarinario debajo del ápice del tergo I, a menudo está lleno de ácaros (si está cerrado, debe doblarse hacia atrás para exponer el acarinario) (Figura 50.23); Asia, Estados Unidos a Argentina, Antillas *Parancistrocerus*
- Tergo II carenado basalmente, sin acarinario; principalmente holártico, también México a Argentina ... *Stenodynerus*
- 5(1) Segunda celda submarginal del ala anterior peciolada (Figura 50.25); EEUU a Argentina *Hypalastoroides*
- Segunda celda submarginal del ala anterior sésil (Figura 50.26) 6
- 6(5) Tergo I con una carena transversal en la cima de la declividad anterior (Figuras 50.18, 50.19, 50.28, 50.29) 7
- Tergo I sin carena transversal (Figura 50.23) 11
- 7(6) Pronoto con carena humeral oblicua completa (Figura 50.27) (especies antillanas: *P. atratus* (F.) y *P. cinerascens* (F.)) *Pachodynerus* en parte
- Pronoto con carena humeral oblicua incompleta o ausente 8
- 8(7) Valva propodeal alargada, posteriormente libre de la carena submarginal, se extiende como una lámina rectangular (Figura 50.19-50.20); carena submarginal proyectada, se extiende encima de la valva como un proceso agudo (Figura 50.19); México a Argentina *Ancistroceroides*
- Valva propodeal no está libre posteriormente, nunca de forma rectangular (Figura 50.28), si es alargada, está fusionada a la carena submarginal (Figura 50.29); carena submarginal no proyectada, si forma un proceso agudo entonces está fusionada a la valva 9
- 9(8) Tergo I con un surco medio longitudinal posterior a la carena transversal; notauli marcados; antena del macho simple en su ápice; foveas cefálicas de la hembra, si están presentes, están a la mitad de la distancia entre los ocelos posteriores y el margen occipital; holártico, oriental, Centroamérica *Symmorphus*
- Tergo I sin surco posterior a la carena transversal; notauli presentes o ausentes; ápice de la antena del macho en forma de gancho (Figura 50.24); fóveas cefálicas de la hembra más cerca del margen occipital que de los ocelos posteriores (Figura 50.30) 10
- 10(9) Fosa axilar amplia (Figura 50.31); valva propodeal de dimensiones modestas (Figura 50.28); segunda vena recurrente del ala anterior no intersticial; fóveas cefálicas de la hembra cercanas entre sí, en una leve depresión, no en un área de cutícula diferenciada; holártico, México a Argentina *Ancistrocerus*
- Fosa axilar estrecha (Figura 50.32); valva propodeal grande y fusionada a la carena submarginal (Figura 50.29); segunda vena recurrente del ala anterior casi intersticial (terminando casi en el límite entre las celdas submarginales segunda y tercera); fóveas cefálicas en un área de cutícula diferenciada (Figura 50.30); Colombia a Argentina *Stenonartonia*
- 11(6) Metasoma peciolado, en vista dorsal tergo I la mitad o menos de ancho que tergo II y al menos el doble de largo que ancho (Figuras 50.33, 50.39, 50.47, 50.50) 12
- Metasoma no peciolado, en vista dorsal tergo I más de la mitad de ancho que tergo II y claramente menos del doble de largo que de ancho (Figuras 50.23, 50.34, 50.54, 50.59) 33
- 12(11) Orificio propodeal estrecho y agudo dorsalmente (Figura 50.35); valva propodeal alargada, semi rectangular o terminada en punta 13
- Orificio propodeal ampliamente redondeado dorsalmente (Figura 50.36); valva propodeal corta, redondeada 14
- 13(12) Hembra con psamóforo formado por los palpos labiales muy aplanados y densamente pilosos; mandíbulas alar-



Figura 50.29



Figura 50.30

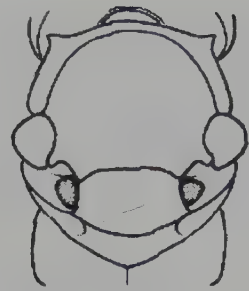


Figura 50.31

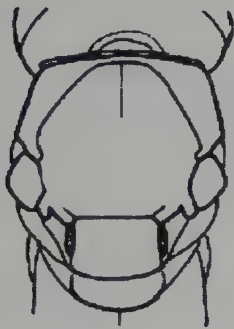


Figura 50.32

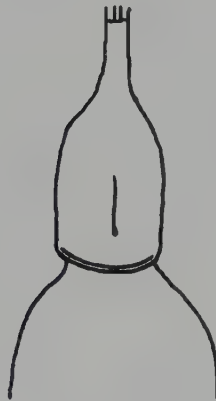


Figura 50.33



Figura 50.34



Figura 50.35



Figura 50.36



Figura 50.37

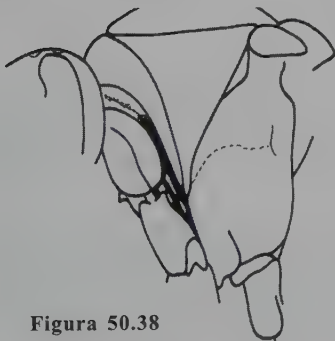


Figura 50.38

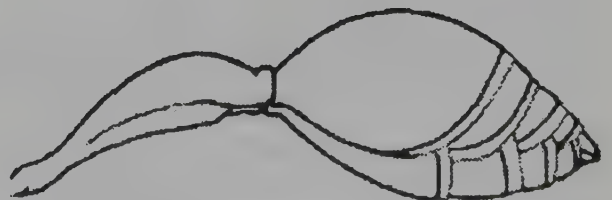


Figura 50.39

- gadas; carena metapleurale completa desde la coxa hasta el orificio endofragmal; Argentina y Chile ... *Ctenochilus*
- Hembra sin psamóforo desarrollado; palpos labiales delgados; mandíbulas no alargadas; carena metapleurale usualmente incompleta (excepto en los grupos fuscus y pallidus), presente sólo cerca de la coxa; África, sobre todo neotropical *Zethus* Fabricius
- 14(12)** Tibia media con dos espolones apicales **15**
- Tibia media con un espolón apical **16**
- 15(14)** Lóbulo jugal del ala posterior bien desarrollado, escisión preaxilar profunda; carena pronotal completa (Figura 50.38); Argentina *Argentozeuthus*
- Lóbulo jugal del ala posterior reducido, escisión preaxilar leve; carena pronotal ausente dorsalmente; Patagonia *Protodiscoelium*
- 16(14)** Pronoto con carena humeral oblicua (Figura 50.37); Tergo II sin lámina apical translúcida; México a Argentina, Antillas *Zeta*
- Pronoto sin carena humeral oblicua; Tergo II con o sin lámina apical translúcida **17**
- 17(16)** Esterno I se ensancha gradualmente hacia el ápice, a menudo visible a todo lo largo del peciolo, nunca formando un esclerito posterior semilunar; márgenes laterales del tergo I no se encuentran entre sí ventralmente (Figura 50.40) **18**
- Esterno I ensanchado abruptamente cerca del ápice, formando un esclerito posterior semilunar; márgenes laterales del tergo I encontrándose o fusionándose ventralmente (Figura 50.41) **21**
- 18(17)** Carena pronotal laminar completa hasta la fovea (Figura 50.38); sienes igual o más amplias que el ojo por encima de la emarginación ocular **19**
- Carena pronotal laminar interrumpida en el extremo de humeral; sienes más estrechas que el ojo **20**
- 19(18)** Tergo II punteado apicalmente; surco medio longitudinal del propodeo no carenado dorsalmente sino transversalmente estriado; carena submarginal ausente; Centroamérica a Argentina *Brachymenes*
- Tergo II no punteado; surco medio longitudinal del propodeo carenado; carena submarginal presente; Costa Rica a Bolivia *Gamma*
- 20(18)** En vista dorsal tergo I dos veces más largo que ancho, ancho máximo lejos del ápice; Centroamérica a Paraguay *Pseudacaromenes*
- En vista dorsal tergo I tres veces más largo que ancho; Viejo Mundo; introducido a Jamaica *Delta*
- 21(17)** Carena pronotal ausente a los lados, debajo de los humeros, al menos parcialmente **22**
- Carena pronotal completa a todo lo ancho del pronoto (Figura 50.38) **23**
- 22(21)** Tergo II sin lámina apical translúcida; México a Argentina *Pachymenes*
- Tergo II con lámina apical translúcida (Figura 50.39); México a Argentina *Santamenes*
- 23(21)** Pronoto sin carena pretegular (Figura 50.42) o está presente sólo anterior al espiráculo **24**
- Pronoto con carena pretegular completa (Figura 50.43) ... **29**
- 24(23)** Tergo I sin engrosamiento apical ni surco preapical transversos; fosa preapical desarrollada (Figura 50.44); México a Argentina *Pirhosigma*
- Tergo I con el margen apical engrosado formando una elevación roma y con surco transversal anterior (Figura 50.47); fosa preapical presente o ausente **25**
- 25(24)** Tergo II sin lámina apical; especies de aspecto alargado; sur de Sudamérica *Laevimenes*
- Tergo II con lámina apical translúcida (Figura 50.39) **26**
- 26(25)** Tergo I deprimido, engrosándose gradualmente hacia el ápice; Tergo II muy convexo, de aspecto esferoidal; Perú a Argentina *Sphaeromenes*
- Tergo I no deprimido, usualmente se engrosa abruptamente cerca del ápice (Figura 50.47); excepto algunas especies de *Eumenes*, en cuyo caso el Tergo II está comprimido lateralmente **27**
- 27(26)** Carena pronotal sinuosa en los humeros (Figura 50.48); Tergo II usualmente con una protuberancia preapical longitudinal (Figura 50.47); carena epicnemial presente ventralmente; Colombia a Argentina *Cyphomenes* Giordani
- Carena pronotal regularmente arqueada en los hombros (Figura 50.49); Tergo II sin protuberancia preapical longitudinal (excepto *Eumenes consobrinus*); carena epicnemial presente o ausente **28**
- 28(27)** Carena epicnemial presente (Figura 50.49); México a Argentina *Omicron*
- Carena epicnemial ausente; Cosmopolita *Eumenes*
- 29(23)** Tergo I sin engrosamiento apical ni surco preapical transversos; fosa preapical presente (Figura 50.44); Panamá a Bolivia *Stenosigma*



Figura 50.40

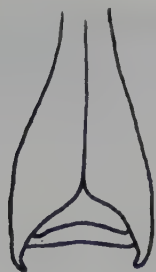


Figura 50.41



Figura 50.42

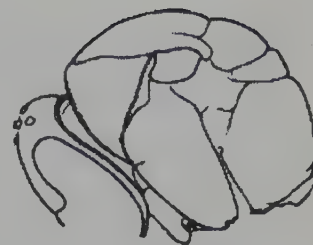


Figura 50.43



Figura 50.44



Figura 50.45



Figura 50.46

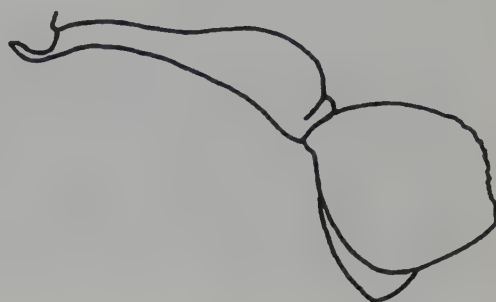


Figura 50.47



Figura 50.48



Figura 50.49



Figura 50.50



Figura 50.51



Figura 50.52



Figura 50.53



Figura 50.54



Figura 50.55

- Tergo I con el margen apical engrosado transversalmente como una elevación roma y con un surco transversal anterior; fosa preapical presente o ausente 30

30(29) Parte apical libre del clípeo muy corta (Figura 50.46); ala anterior con la vena 2m-cu usualmente recibida por la tercera celda submarginal o es intersticial (Figura 50.56); carena epicnemia ausente; México a Argentina

Pararhaphidoglossa

- Parte apical libre del clípeo casi tan larga como el ancho basal (Figura 50.45); ala anterior con la vena 2m-cu recibida por la segunda celda submarginal (Figura 50.57); carena epicnemia presente o ausente 31

31(30) Propodeo hinchado dorsolateralmente (Figura 50.51), surco medio posterior profundamente deprimido; Tergo I abruptamente hinchado, campanulado (Figura 50.51). Sur de Sudamérica: 6 especies

Pachymixis

- Propodeo no hinchado dorsolateralmente (Figura 50.52) y surco medio posterior no deprimido profundamente; Tergo I con el ensanchamiento más gradual, en forma de cono (Figura 50.52) 32

32(31) En vista dorsal, tergo I el doble de largo que ancho, el ensanchamiento hacia el ápice no es gradual (Figura 50.52); EEUU a Paraguay

Minixi

- En vista dorsal tergo I aproximadamente tres veces más largo que ancho, se ensancha gradualmente hacia el ápice (Figura 50.50); Honduras a Paraguay

Alphamenes

33(11) Dorso propodeal casi horizontal, prácticamente al mismo nivel que el metanoto (Figura 50.53) 34

- Dorso propodeal por debajo del plano del metanoto, declinando posteroventralmente (Figura 50.55) 35

34(33) Labro casi tan ancho como la distancia entre las fosas antenales; tégula emarginada lateralmente; Colombia a sur de Sudamérica

Plagiolabra

- Labro más estrecho que la distancia entre las fosas antenales; tégula no emarginada lateralmente; EEUU a Argentina

Pseudodynerus

35(33) Fosa axilar muy estrecha (Figura 50.32); prestigma usualmente tan largo como el pterostigma (midiéndolo a lo largo del borde posterior); Esterno II sin surco longitudinal basimedial 36

- Fosa axilar usualmente amplia (Figura 50.31), no en forma de ranura; prestigma apenas más larga que la mitad de la longitud del pterostigma; Esterno II con o sin surco longitudinal basimedial 38

36(35) Mesepisterno sin carena epicnemia; palpo maxilar de 6 segmentos, palpo labial de 4 segmentos; EEUU a Para-

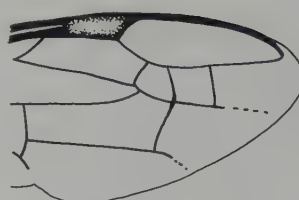


Figura 50.56



Figura 50.57



Figura 50.58



Figura 50.59



Figura 50.60



Figura 50.61

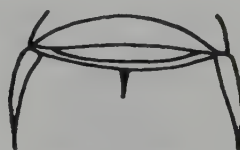


Figura 50.62



Figura 50.63

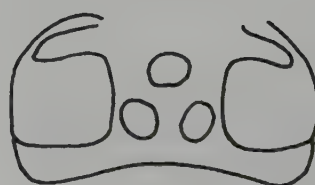


Figura 50.64

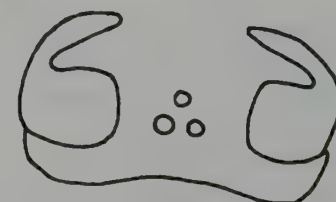


Figura 50.65

- guay *Parazumia*
 - Mesepisterno con carena epicnemial; palpo maxilar de 5 segmentos, palpo labial de 3 segmentos 37

- 37(36)** Carena submarginal continua por encima del orificio propodeal; ángulos laterales del propodeo redondeados (Figura 50.58); EEUU a Argentina *Montezumia*
 - Carena submarginal interrumpida sobre el orificio propodeal; ángulos del propodeo a menudo agudos (Figura 50.59); EEUU a Argentina *Monobia*

- 38(35)** Pronoto con carena humeral oblicua completa (Figura 50.55); antena del macho con los dos flagelómeros apicales reducidos, en forma de botón o fusionados (Figura 50.61); Esterno II no fuertemente sulcado; EEUU a Argentina *Pachodynerus* en parte

- Pronoto sin carena humeral oblicua; si hay una carena parcial, la antena del macho termina en un gancho (Figura 50.60) y el esterno II está sulcado (Figura 50.62) 39

- 39(38)** Segunda celda submarginal del ala anterior con las abscisas primera y segunda de la vena M formando un ángulo basal obtuso (Figura 50.25); metanoto transversalmente crestado; holártico, Centroamérica a norte de Sudamérica *Leptochilus*
 - Segunda celda submarginal del ala anterior con las abscisas primera y segunda de la vena M formando un ángulo basal agudo (Figura 50.26); metanoto dorsalmente convexo, no crestado 40

- 40(39)** Pronoto sin carena pretegular; en vista dorsal, tergo I más estrecho que los siguientes; de perfil, esterno II truncado basalmente (Figura 50.18), sin sulco basimedial longitudinal; carena submarginal proyectada por encima de la valva; EEUU a México *Gastrodynerus*
 - Pronoto con carena pretegular (Figura 50.43), a veces poco desarrollada; otros caracteres variables 41

- 41(40)** Tergo I con sulco preapical; hembra sin foveas cefálicas; cara anterior del pronoto liso o con leves impresiones medias 42
 - Tergo I normalmente sin sulco preapical; si hay un sulco o fosa leve, hembra con foveas cefálicas (Figura 50.30) ... 44

- 42(41)** Cutícula negra y brillante, sin marcas pálidas; clipeo y dorso mesosomal marcadamente aplanados; Brasil *Antezumia*
 - Cutícula opaca, normalmente con marcas pálidas; clipeo y dorso mesosomal no aplanados 43

- 43(42)** En vista dorsal tergo II más estrecho que tergo I, viéndose escotado en donde se unen ambos; tégula

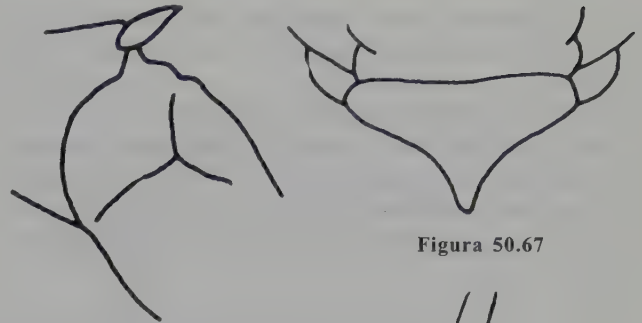


Figura 50.66

Figura 50.67



Figura 50.68



Figura 50.69



Figura 50.70

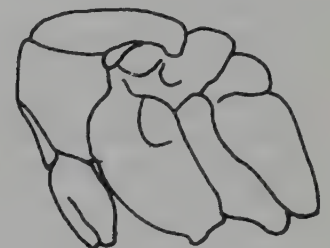


Figura 50.71

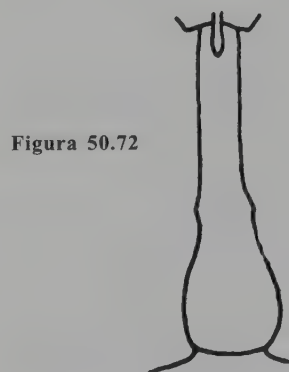


Figura 50.72



Figura 50.73



Figura 50.74



Figura 50.75

redondeada posteriormente, no escotada cerca de la paratégula sino cubriéndola; cuerpo sin abundantes pelos negros; Argentina a Bolivia *Cuyodynerus*
 - Tergo II más ancho que el Tergo I en el punto donde se unen; tégula escotada cerca de la paratégula; cuerpo usualmente cubierto de abundantes y largos pelos negros; principalmente andino
 *Hypodynerus*

44(41) En perfil, esterno II fuertemente trunco en la base, casi tuberculado (Figura 50.63); tergo I sin borde apical translúcido; Andes *Incodynerus*
 - En perfil, esterno II usualmente convexo, nunca en fuerte declive: Tergo I usualmente con borde transparente o translúcido, al menos lateralmente, a veces estrecho; antena del macho como un gancho (Figura 50.60); holártico, México a Costa Rica, Antillas *Euodynerus*

Clave para los géneros neotropicales de Polistinae

La siguiente clave es una integración de las claves de Bequaert (1944), Richards (1978), Snelling (1983), West-Eberhard *et al.* (1995), Carpenter y Marques (2001) y Sarmiento (1997).

La monografía de Richards (1978) tiene claves para las especies de todos los géneros neotropicales. Cooper (2000a) publicó en una clave para el género *Agelaia* y en 2002 una para *Epipona*. *Asteloea* fue descrita posteriormente al trabajo de Richards (Raw 1985a) y revisado por Carpenter *et al.* (2004). Tres géneros se han sinonimizado: *Pseudochartergus* con *Protopolybia* (Carpenter y Wenzel 1989), *Occipitalia* con *Clypearia* (Carpenter *et al.* 1996) y *Synoeoides* con *Polybia* (Carpenter *et al.* 2000). Próximamente el género *Marimbunda* será sinonimizado con el género *Leipomeles* (Carpenter, en preparación): Adicionalmente, el nombre *Stelopolybia* fue reemplazado por *Agelaia* (Carpenter y Day 1988).

Nuevas especies neotropicales han sido descritas en los siguientes géneros: *Polistes* (Snelling 1983; Silveira 1994), *Mischocyttarus* (Snelling 1983; Raw 1985b, 1989, 1998, 2000; Carpenter y Wenzel 1988; Cooper 1996a, 1996b, 1997a, 1997b, 1998a, 1998b y Silveira 1998), *Agelaia* (Silveira y Carpenter 1996; Cooper 2000b, 2001), *Apoica* (Pickett 2003), *Chartergellus* (Cooper 1993b), *Epipona* (Cooper 2002), *Metapolybia* (Smethurst y Carpenter 1997; Cooper 1999), *Nectarinella* (Mateus y Noll 1998), *Parachartergus* (Cooper 2000a), *Polybia* (Cooper 1993a; Raw 2000; Carpenter y Kojima 2002) y *Protopolybia* (Silveira y Carpenter 1995).

Cambios nomenclaturales en el nivel de especie han sido publicados por: Snelling (1983a), Kojima y Carpenter (1998), Carpenter (1996, 1999) y Carpenter *et al.* (2001). Carpenter (1996) presenta un listado de chequeo de *Polistes* con datos de distribución. Las figuras son modificaciones del trabajo de Sarmiento (1997).

La subfamilia se compone de tres tribus: Polistini (*Polistes*), Mischocyttarini (*Mischocyttarus*) y Epiponini (todos los demás géneros neotropicales mas cuatro géneros del Viejo Mundo no incluidos en este trabajo).

1 Orificio propodeal en forma de hendidura muy estrecha, 3 o más veces más largo que ancho (Figura 50.8); segmento abdominal I cónico (Figura 50.8); carena pronotal notoria, casi hasta su ángulo inferior (Figura 50.10); Polistini; Cosmopolita *Polistes*
 - Orificio propodeal redondeado, no más de dos veces más largo que ancho (Figura 50.9); segmento abdominal I no cónico (Figura 50.9); carena pronotal usualmente ausente o reducida **2**

2(1) Borde distal de los segmentos tercero y cuarto de los tarsos medio y posterior claramente asimétricos (Figura 50.7); regularmente el segmento abdominal I es un peciolo alargado; Mischocyttarini; América *Mischocyttarus*
 - Borde distal de los segmentos tercero y cuarto de los tarsos medio y posterior, simétricos; segmento abdominal I a menudo, corto y robusto; Epiponini **3**

3(2) Ocelos ensanchados, el ancho máximo del ocelo anterior casi igual al diámetro basal de la antena (Figura 50.64); mesepisterno dividido por una sutura en forma de T o Y invertida (Figura 50.66); especies nocturnas; México a Argentina *Apoica*
 - Ocelos ligeramente dilatados, ancho máximo del ocelo anterior mucho menor que el diámetro basal de la antena (Figura 50.65); mesepisterno dividido o no; especies diurnas **4**

4(3) En vista lateral, escudelo prominente forma dos superficies y se proyecta sobre el metanoto, a veces con una carena que separa los dos lados (Figura 50.70) **5**
 - En vista lateral, escudelo curvado regularmente forma una única inclinación o convexidad con el metanoto, nunca elevado y proyectado sobre el metanoto (Figura 50.71); segmento abdominal I a menudo peciolado **6**

5(4) Fóvea pronotal presente; palpo labial con una seta preapical gruesa y curva (Figura 50.69); Costa Rica a Brasil *Nectarinella*

- Fóvea pronotal ausente; palpo labial sin seta preapical; EEUU a Argentina *Brachygastra*
- 6(4)** Margen posterior del metanoto prolongado hacia el área medio-basal del propodeo como un lóbulo o ángulo agudo (Figura 50.67); Guatemala a Argentina *Protopolybia*
- Margen posterior del metanoto recto o ligeramente convexo (Figura 50.68) 7
- 7(6)** Palpo labial con una seta preapical gruesa y curva (Figura 50.69); clipeo al menos tan ancho como largo, ápice más o menos desarrollado en la parte media 8
- Palpo labial sin seta preapical; clipeo a menudo más largo que ancho 12
- 8(7)** Cabeza con carena occipital 9
- Cabeza sin carena occipital 11
- 9(8)** En vista lateral, pronoto con carena dorsal sinuosa; ala anterior con prestigma tan largo como el pterostigma; México a Argentina *Parachartergus*
- En vista lateral, pronoto sin carena dorsal sinuosa (Figura 50.10); ala anterior con prestigma más corto que el pterostigma 10
- 10(9)** Segmento metasomal I más corto que el II; Cu1 del ala posterior tan larga como cu-a; Brasil *Marimbonda* Richards
- Segmento metasomal I más largo que el II; Cu1 del ala posterior más corta que cu-a; Costa Rica a Brasil *Leipomeles*
- 11(8)** Sutura mesepisternal ausente; palpos maxilares con 5 segmentos y palpos labiales con 3 segmentos; Costa Rica a Bolivia *Chartergellus*
- Sutura mesepisternal presente, al menos en la parte anterior; palpos maxilares con 6 segmentos y palpos labiales con 4; Nicaragua a Bolivia *Pseudopolybia*
- 12(7)** Pronoto con fovea 13
- Pronoto sin fovea 17
- 13(12)** Lamela posterolateral del mesoescudo en contacto con la tégula; sutura dorsal del mesepisterno presente (Figura 50.75); América tropical *Agelaia*
- Lamela posterolateral del mesoescudo ausente en la parte anterior, nunca juntándose con la tégula 14
- 14(13)** Sutura dorsal del mesepisterno presente (Figuras 50.66, 50.75); Costa Rica a Brasil *Angiopolybia*
- Sutura dorsal del mesepisterno ausente (Figura 50.71) 15
- 15(14)** En vista dorsal, segmento metasomal I con peciolo corto y la parte apical ensanchada abruptamente, más ancha que la mitad del ancho del segmento II; en vista lateral, témpora mucho más delgada que el ojo a la altura de la emarginación; Honduras a Brasil *Charterginus*
- En vista dorsal, segmento metasomal I diferente, muy peciolado o sésil; en vista lateral, témpora al menos tan ancha como el ojo 16
- 16(15)** Ocelos posteriores tan separados entre sí como de los ojos; en vista lateral, segmento metasomal I sésil; ojos hirsutos; Brasil a Argentina *Protonectarina*
- Ocelos posteriores más cercanos entre sí que a los ojos; en vista lateral, segmento metasomal I usualmente peciolado; ojos usualmente glabros o con pilosidad casi microscópica; México a Argentina *Polybia*
- 17(12)** Carena dorsolateral del propodeo presente; metanoto con tubérculo mediano, a veces no muy notorio; carena occipital presente dorsolateralmente; Colombia a Brasil *Chartergus*
- Carena dorsolateral del propodeo ausente 18
- 18(17)** Clipeo emarginado apicalmente, con 2 pequeños dientes; cutícula negra, brillante y glabra; México a Bolivia *Epipona*
- Clipeo no emarginado apicalmente 19
- 19(18)** Orificio propodeal más ancho que largo; México a Argentina *Synoeca*
- Orificio propodeal más largo que ancho 20
- 20(19)** Primer segmento metasomal con ancho máximo dorsal dos veces el ancho basal (Figura 50.72); coxa anterior expandida dorsolateralmente; México a Paraguay *Metapolybia*
- Primer segmento metasomal con ancho máximo dorsal tres veces el ancho basal; gena muy estrecha; coxa anterior expandida o no 21
- 21(20)** Margen frontal lamelado del pronoto ancho (Figura 50.73); segmento abdominal I esbelto; metanoto redondeado; Brasil *Asteloeca*
- Margen frontal lamelado del pronoto delgado (Figura 50.74); segmento abdominal I en forma de copa; metanoto con el área basal estrecha y horizontal, su área posterior es vertical abruptamente; México a Bolivia *Clypearia*

Clave para los géneros neotropicales de Vespinae

Esta clave se presenta debido a que algunas de las especies de la subfamilia han sido introducidas al Nuevo Mundo y hay reportes de su expansión. Ha sido elaborada con base en los caracteres presentados por Matsuura y Yamane (1984), e indica la distribución dentro del Nuevo Mundo únicamente. Para *Dolichovespula* y *Vespula* consultar Archer (1989).

1 Distancia ocelo-occipucio mayor que la distancia ocelo-ojo; prestigma dos veces más largo que el sector radial;

EEUU, una especie introducida *Vespa*

- Distancia ocelo-occipucio es menor que la distancia ocelo-ojos; prestigma más corto que el sector radial 2

2(1) Carena pronotal completa; área malar más larga que el artejo antenal 11; EEUU *Dolichovespula*

- Carena pronotal ausente dorsalmente; área malar menos de la mitad del largo del artejo antenal 11; EEUU a Honduras, introducida en Chile y Argentina *Vespula*

Agradecimientos

Los autores quieren agradecer a Michael Sharkey y Fernando Fernández por sus comentarios. También es oportuno indicar que esta publicación fue financiada parcialmente por

el proyecto NSF DEB 9972024 a nombre de M. Sharkey (Universidad de Kentucky) y B. Brown (Museo de Historia Natural de Los Angeles).

Literatura citada

- Archer, M. 1989. A Key to the world species of the Vespinae (Hymenoptera). Research Monograph of the College of Ripon and York St. John 2(1):1-41; 2(2):1-34.
- Bequaert, J. 1941. *Pseudodynerus*, a neotropical complex of eumenine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *American Museum Novitates* 1106:1-10.
- Bequaert, J. 1944. The social Vespidae of the Guianas, particularly of British Guiana. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 94:249-300.
- Bohart, R. 1980. The middle American species of *Stenodynerus* (Hymenoptera, Eumenidae). *Polskie Pismo Entomologiczne* 50:71-108.
- Bohart, R. 1984. *Gastrodynerus*, a new genus of Eumenidae from western North America (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pacific Entomologist* 60(1):12-15.
- Bohart, R. y L. Stange. 1965. A revision of the genus *Zethus* Fabricius in the Western Hemisphere (Hymenoptera: Eumenidae). *University of California Publications in Entomology* 40:1-208.
- Brothers, D. y J. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Brothers, D. J. y A. T. Finnamore. 1993. Family Vespidae, pp. 212-216, en: Goulet, H. y J. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada Publication 1894/E, Ottawa.
- Carpenter, J. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 7:11-38.
- Carpenter, J. 1988. The phylogenetic system of the Gayellini (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). *Psyche* 95:211-241.
- Carpenter, J. 1996. Phylogeny and biogeography of *Polistes*, pp. 18-57, en: Turillazzi, S. y M. West-Eberhard (eds.). *Natural history and evolution of paper-wasps*. Oxford Science Publications, Oxford.
- Carpenter, J. 1997. Generic classification of the Australian pollen wasps (Hymenoptera: Vespidae; Masarinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69(4):384-400.
- Carpenter, J. 1999. Taxonomic notes on paper wasps (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). *American Museum Novitates* 3259:1-44.
- Carpenter, J. 2001. Checklist of species of the subfamily Masarinae (Hymenoptera: Vespidae). *American Museum Novitates* 3325:1-39.
- Carpenter, J. y M. Day. 1988. Nomenclatural notes on Polistinae (Hymenoptera: Vespidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 90(3):323-328.
- Carpenter, J. y J. Wenzel. 1988. A new species and nest type of *Mischocyttarus* from Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), with descriptions of nest of three related species. *Psyche* 95:89-99.
- Carpenter, J. y J. Wenzel. 1989. Synonymy of the genera *Protopolybia* and *Pseudochartergus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Psyche* 96(3-4):177-186.
- Carpenter, J. y O. Marques. 2001. *Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil. (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae)*. Versão 1.0. Universidade Federal da Bahia, Publicações Digitais 2.
- Carpenter, J. y B. Garcete-Barrett. 2002. A key to the neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). *Boletín Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay* 14(1-2):52-73.
- Carpenter, J. y J. Kojima. 2002. A new species of paper wasp from Costa Rica (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae,

- Epiponini). *Journal of the New York Entomological Society* 110:212-223.
- Carpenter, J., J. Wenzel y J. Kojima. 1996. Synonymy of the genus *Occipitalia* Richards, 1978 with *Clypearia* de Saussure, 1854 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Journal of Hymenoptera Research* 5:157-165.
- Carpenter, J., J. Kojima y J. Wenzel. 2000. *Polybia*, paraphyly, and polistine phylogeny. *American Museum Novitates* 3298:1-24.
- Carpenter, J., B. Corbara y A. Dejean. 2001. *Protopolybia duckei* du Buysson, a valid species, not a synonym of *Protopolybia emortualis* (de Saussure). *Journal of the New York Entomological Society* 109:179-181.
- Carpenter, J. M., F. Santos do Nascimento, S. Mateus, F. Noll y J. Kojima. 2004. A revision of the genus *Asteloecca* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *American Museum Novitates* 3427:1-12.
- Cooper, M. 1993a. Two new species of *Polybia* (Hym., Vespidae) with notes on other members of the genus. *Entomologist's Monthly Magazine* 129:31-38.
- Cooper, M. 1993b. A new species of *Chartergellus* (Hym., Vespidae, Polistinae, Polybiini) from Bolivia. *Entomologist's Monthly Magazine* 129:165-166.
- Cooper, M. 1996a. The subgenus *Monogynoecus* Richards of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae, Polistinae) with descriptions of two new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 132:23-28.
- Cooper, M. 1996b. The *mendax* group of *Mischocyttarus* (Hym., Vespidae, Polistinae) with descriptions of new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 132:273-280.
- Cooper, M. 1997a. A new subgenus of *Mischocyttarus* de Saussure. *Entomologist's Monthly Magazine* 133:117-129.
- Cooper, M. 1997b. The subgenus *Megacanthopus* Ducke of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae), with a key and three new species. *Entomologist's Monthly Magazine* 133:217-223.
- Cooper, M. 1998a. Two new species of *Mischocyttarus* (Hym., Vespidae) with notes on some members of the *iheringhi* group. *Entomologist's Monthly Magazine* 134:89-93.
- Cooper, M. 1998b. New species of the *artifex* group of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae) with a partial key. *Entomologist's Monthly Magazine* 134:293-306.
- Cooper, M. 1999. New species of *Metapolybia* Ducke (Hym., Vespidae, Polistinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 135:107-110.
- Cooper, M. 2000a. A new species of *Parachartergus* R. von Ihering (Hym., Vespidae, Polistinae) with a key to the members of the *fulgidipennis* group and notes. *Entomologist's Monthly Magazine* 136:121-126.
- Cooper, M. 2000b. Five new species of *Agelaia* Lepeletier (Hym., Vespidae, Polistinae) with a key to members of the genus, new synonymy and notes. *Entomologist's Monthly Magazine* 136:177-197.
- Cooper, M. 2001. Two new species of *Agelaia* Lepeletier (Hym., Vespidae, Polistinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 137:233-235.
- Cooper, M. 2002. A new species of *Epipona* (Hym., Vespidae, Polistinae) with a key to the members of the genus. *Entomologist's Monthly Magazine* 138:143-147.
- Cowand, D. 1991. The solitary and presocial Vespidae, pp. 33-73, en: Ross, K. y R. Matthews (eds.). *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca.
- Cubillos, W. y C. Sarmiento. 1996. Avispas sociales de Colombia (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), pp. 271-342, en: Andrade-C., M., G. Amat y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia, estudios escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-CEJA, Santafé de Bogotá.
- Fritz, M. 1968. Una especie nueva de *Microtrimeria* de Chile (Hym., Masaridae). *Revista Chilena de Entomología* 6:69-71.
- Garcete-Barrett, B. 2001. La taxonomía del género *Cephalastor* Soika, Parte 1: El grupo *relativus* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Boletín Museo Nacional Historia Natural Paraguay* 13:5-26.
- Garcete-Barrett, B. 2002. La taxonomía del género *Cephalastor* Soika (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), Parte II. *Boletín Museo Nacional Historia Natural Paraguay* 14:80-97.
- Garcete-Barrett, B. y J. Carpenter. 2000. A note on the taxonomy of the genus *Ceramiopsis* Zavattari (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). *Journal of the New York Entomological Society* 108:181-186.
- Giordani-Soika, A. 1974. Revisione della sottofamiglia Gayellinae. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 25:87-106.
- Giordani-Soika, A. 1975. Sul genere *Zeta* (Sauss.). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 27:111-135.
- Giordani-Soika, A. 1978. Revisione degli eumenidi neotropicali appartenenti ai generi *Eumenes* Latr., *Omicron* (Sauss.), *Pararaphidoglossa* Schulth. ed affini. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 29:5-420.
- Giordani-Soika, A. 1982 (1981). Contributo all conoscenza del genere neotropicale *Hypalastoroides* Sauss. (Hym. Vesp.). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 32:33-59.
- Giordani-Soika, A. 1988 (1990). Revisione degli eumenidi neotropicali appartenenti ai generi *Pachymenes* Sauss., *Santamenes* n. gen., *Brachymenes* G. S., *Pseudacaromenes* G. S., *Stenosigma* G. S. e *Gamma* Zav. (Hymenoptera). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* 39:71-172.
- Heithaus, E. 1979. Flower visitation records and resource overlap of bees and wasps in northeastern Costa Rica. *Brenesia* 16:9-52.
- Jeanne, R. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60(6):1211-1224.
- Jeanne, R. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Annual Review of Entomology* 25:371-396.
- Jeanne, R., C. Graf y B. Yandell. 1995. Non size-based morphological castes in a social insect. *Naturwissenschaften* 82:296-298.
- Kojima, J. y J. Carpenter. 1998. The type of *Icaria xanthura* de Saussure, 1854, a species of the neotropical polistine genus *Charterginus* Fox, with a note on the development of the «parategula» in *Charterginus* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomological Science* 1:417-421.
- Landolt, P. y R. Akre. 1979. Occurrence and location of exocrine

- glands in some social Vespidae (Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 72(1):141-148.
- Mateus, S. y F. Noll. 1998 (1997). *Nectarinella xavantinensis*, a new neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society* 105:45-49.
- Matsuura, M. y S. Yamane. 1984. *Biology of the Vespinae wasps*. Springer-Verlag, Berlin.
- Müller, A. 1996. Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masarinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 57:235-252.
- O'Donnell, S. 1995. Necrophagy by neotropical swarm-founding wasps. (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Biotropica* 27(1):133-136.
- Parker, F. 1966. A revision of the North American species in the genus *Leptochilus* (Hymenoptera: Eumenidae). *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 5:153-229.
- Parker, F. y R. Bohart. 1966. Host-parasite associations in some twig-nesting Hymenoptera from western North America. *Pan-Pacific Entomologist* 42(2):91-98.
- Pickett, K. 2003. A new species of social wasp in the genus *Apoica* Lepeletier (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(3):592-598.
- Raw, A. 1985a. *Asteloeca*, a new neotropical wasp genus (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 29(2):185-188.
- Raw, A. 1985b. Two new species of *Mischocyttarus* (Vespidae: Hymenoptera) from Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 29:107-112.
- Raw, A. 1989. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) of the Ilha de Maracá, Roraima, Brazil, with comments on their biogeography, pp. 27-38, en: Milliken, W. y J. A. Ratter (eds.). *Maracá rainforest project, invertebrates and limnology, preliminary report*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Royal Geographical Society, Secretaria Especial do Meio Ambiente.
- Raw, A. 1998 (1996). *Mischocyttarus (Monocyttarus) mamirauae*, a new species of social wasp (Hymenoptera, Vespidae) from flooded Amazon forest. *Boletim Museo Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 12(1):3-8.
- Raw, A. 2000 (1999). Two new species of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) from Roraima, northern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(4):987-990.
- Richards, O. 1962. *A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea)*. British Museum (Natural History), London.
- Richards, O. 1978. *The social wasps of the Americas*. British Museum (Natural History), London.
- Sarmiento, C. 1997. *Véspidos de Colombia (Hymenoptera: Vespidae)*. Tesis M. Sc. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Sarmiento, C. 1999. Los véspidos solitarios de Colombia (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae, Masarinae), pp. 53-105, en: Amat, G., G. Andrade-C. y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 1. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Santafé de Bogotá.
- Silveira, O. 1994. *Polistes (Epicnemius) occultus*, a new neotropical social wasp (Vespidae, Polistinae). *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 29(4):189-196.
- Silveira, O. 1998. *Mischocyttarus (Mischocyttarus) aripuanaensis*, a new social wasp from Western-Central Brazil, and redescription of *Mischocyttarus lindigi* Richards (Hym., Vespidae, Polistinae). *Papeis Avulsos de Zoologia, São Paulo*. 40(23):359-367.
- Silveira, O. y J. Carpenter. 1995. *Protopolybia bituberculata*, a new neotropical social wasp (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society* 103:48-54.
- Silveira, O. y J. Carpenter. 1996 (1995). A new species of *Agelaia* Lepeletier from Brazilian Amazonia (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society* 103:69-72.
- Smethurst, M. y J. Carpenter. 1998 (1997). A new species of *Metapolybia* Ducke from Central America (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Journal of the New York Entomological Society* 105:180-185.
- Snelling, R. 1983. Taxonomic and nomenclatural studies on american polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pacific Entomologist* 59(1-4):267-280.
- Spradbery, J. 1991. Evolution of queen number and queen control, pp. 336-388, en: Ross, K. y R. Matthews (eds.). *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca.
- Stange, L. 1979. Tipos de distribución de la subfamilia Discoeliinae con las descripciones de dos géneros nuevos de Argentina (Hymenoptera: Eumenidae). *Acta Zoologica Lilloana* 35:729-741.
- Stange, L. 1997. The *Zethus* of Venezuela (Hymenoptera: Eumenidae). *Insecta Mundi* 11(3-4):311-324.
- Van der Vecht, J. y J. Carpenter. 1990. A catalogue of the genera of the Vespidae (Hymenoptera). *Zoologische Verhandelingen Leiden* 260:1-62.
- Wenzel, J. 1991. Evolution of nest architecture, pp. 480-519, en: Ross, K. y R. Matthews (eds.). *The social biology of wasps*. Cornell University Press, Ithaca.
- West-Eberhard, M., J. Carpenter y P. Hanson. 1995. The vespid wasps (Vespidae), pp. 561-587, en: Hanson, P. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Willink, A. 1963. Una nueva especie de *Gayella* y observaciones sobre otras (Hym., Masaridae: Gayellinae). *Acta Zoologica Lilloana* 19:385-390.
- Willink, A. 1969. Las especies del género *Incodynerus* Willink (Hym., Eumenidae). *Acta Zoologica Lilloana* 24:65-88.
- Willink, A. 1982. Revisión de los géneros *Montezumia* Saussure y *Monobia* Saussure. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 55:3-321.
- Willink, A. y M. del V. Ajmat de Toledo. 1979. Una nueva especie de *Gayella* (Hym., Masaridae: Gayellinae). *Acta Zoologica Lilloana* 35(1):427-433.
- Willink, A. y A. Roig-Alsina. 1993. On *Odynerus rachiphorus* Schletterer, a Masarinae (*Trimeria*), not a Eumeninae

(Hymenoptera, Vespidae). *Journal of Hymenoptera Research* 2:303.
Willink, A. y A. Roig-Alsina. 1998. Revisión del género

Pachodynerus Saussure (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae). *Contributions of the American Entomological Institute* 30(5):1-117.

CAPÍTULO 51

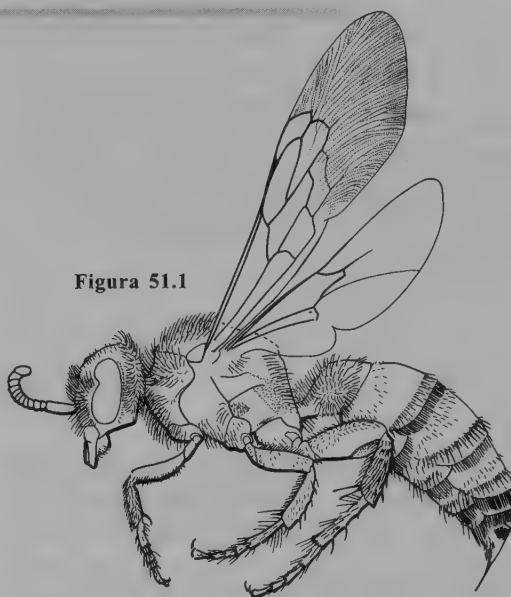
Familia Scoliidae

F. Fernández

Diagnosis

Entre los himenópteros con aguijón (Ves-pomorpha = Aculeata) las avispas de la familia Scoliidae (Figura 51.1) pueden distinguirse fácilmente por su aspecto robusto y sus hembras de hábitos cavadores, dotadas de patas notoriamente espinosas. Las hembras poseen una placa que cubre parcialmente las coxas medias y posteriores; los machos son más pequeños y esbeltos, y se distinguen por tres pequeños cercos en el extremo del abdomen (Brothers y Finnamore 1993).

Figura 51.1

**Filogenia**

Filogenéticamente las escólididas se ubican en un mismo clado con las avispas solitarias y sociales, Vespidae (con las cuales son grupo hermano), y con las hormigas (Brothers y Carpenter 1993).

Taxonomía

La taxonomía del grupo está mal estudiada. Bradley (1945, 1962) ha sido el único en realizar trabajos con fauna neotropical, estudiando principalmente la fauna del norte de Sudamérica. Sin embargo, este trabajo debe actualizarse a escala regional, para resolver el problema de varias especies pobremente definidas. El estudio de Bradley (1945) trata el

género *Campsomeris* Lepeletier, limitándose a señalar que *Scolia*, el otro género presente en la Región Neotropical, contiene «unas pocas especies». No existen claves para la fauna de *Scolia*, ni existen actualmente especialistas que trabajen con esta familia para Sudamérica. Fox (1896) describe algunas especies de *Scolia* para el Brasil, pero no ofrece claves o notas comparativas. El género *Campsomeris* es mucho más abundante en Sudamérica tropical que el género *Scolia*.

Biología

Las hembras son parasitoideas de larvas de escarabajos lamellicornios (Sacarabaeidae s. l., Passalidae, Lucanidae) y sus fuertes patas les permiten excavar en el suelo para buscar y parasitar las larvas de estos coleópteros (Gauld y Bolton 1988).

Clave para los géneros sudamericanos de Scoliidæ

- 1 Segunda vena recurrente presente (Figura 51.2) *Campsomeris*
 - Segunda vena recurrente ausente (Figura 51.3) ... *Scolia*

Adicionalmente, Fernández y Cubillos (1999) ofrecen claves y distribución para las especies del género *Campsomeris* de Colombia.

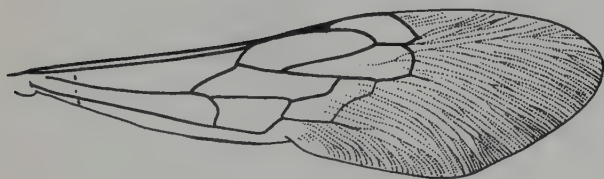


Figura 51.2



Figura 51.3

Literatura citada

- Bradley, J. C. 1945. The Scoliidæ (Hymenoptera) of Northern South America, with special reference to Venezuela. I. The genus *Campsomeris*. *Boletín de Entomología Venezolana* 4(1):1-36.
- Bradley, J. C. 1962. Further notes on the American taxa of *Campsomeris* (Hymenoptera: Scoliidæ). *Entomological News* 25:101-109.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-302.
- Brothers, D. J. y A. T. Finnamore. 1993. Family Scoliidæ, pp. 211-212, en: Goulet, H. y J. T. Huber. *Hymenoptera of the world: An identification guide of the families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Fernández, F. y W. A. Cubillos. 1999. Familia Scoliidæ, pp. 35-52, en: Amat, G., G. Andrade y F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 2. Universidad Nacional de Colombia y Academia Colombiana de Ciencias, Santafé de Bogotá.
- Fox, W. J. 1896. Contributions to knowledge of the Hymenoptera of Brasil. No. 1 Scoliidæ. *Proceedings of the National Academy of Sciences, Philadelphia*, 1896:292-307.
- Gauld, I. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Natural History Museum, London.

Familia Bradynobaenidae

D. J. Brothers

Diagnosis

Dimorfismo sexual extremo: machos completamente alados; hembras ápteras, con el mesosoma altamente modificado, pronoto libremente articulado pero el mesonoto, el metanoto y el propodeo fusionados. Machos con la margen posterodorsal del pronoto débilmente cóncavo o en forma de U; mesocoxas distintivamente separadas por un metasterno prominente; metacoxas contiguas; alas posteriores usualmente sin un lóbulo claval distintivo, raramente con este, por lo general con un distintivo lóbulo jugal, raramente sin éste. Metasoma sésil (peciulado en

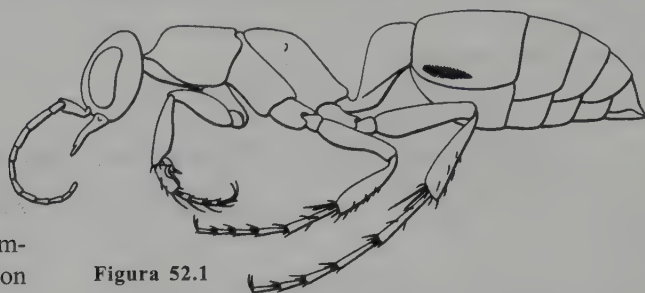


Figura 52.1

los grupos de otras regiones); primer esterno metasomal separado del segundo por una profunda constricción; segundo tergo metasomal con una línea longitudinal de felpa o algunas veces solo con un pliegue cuticular longitudinal; hipopigio del macho enteramente expuesto, simple o con tres espinas subiguales (en grupos de otras regiones, la espina media forma un fuerte gancho agudo y curvo hacia arriba) (Figuras 52.1, 52.2).

Filogenia

Bradynobaenidae contiene cerca de 200 especies en cuatro subfamilias. Muchas fueron clasificadas dentro de Mutillidae, pero Brothers (1975, 1999) y Brothers y Carpenter (1993) demostraron que esos diversos grupos pueden ser tratados como una sola familia, alejada de Mutillidae, y como grupo hermano de Formicidae, Scoliidae y Vespidae. Estos análisis también establecieron las relaciones de las subfamilias y tribus.

Taxonomía

Las subfamilias fueron consideradas como familias separadas por Genise (1986), aunque no por Nonveiller (1990) en

un catálogo de las especies neotropicales. Solo Typhoctinae y Bradynobaeninae se encuentran en el Neotrópico, aunque es posible que Chyphotinae pueda extenderse más al sur, en las zonas áridas, en las extremidades nórdicas de la región.

Biología y distribución

Casi no se sabe nada de la biología de la familia. Aparentemente todas las especies neotropicales son diurnas. Los adultos son conspicuamente peludos y predominantemente negros, cafés, rojizos o de dos colores (negro y rojizo), algunas veces marcados con bandas de pubescencia pálida. El integumento es grueso y duro y las hembras pueden tener un aguijón muy poderoso.

Por el extremo dimorfismo sexual, las asociaciones de sexos son muy difíciles y usualmente dependen de las

capturas en cópula o en las correlaciones de distribución. Las hembras de *Bradynobaenus* probablemente gastan una considerable porción de su tiempo bajo la superficie del suelo arenoso; estas tienen adaptaciones fosoriales en las patas y un integumento predominantemente liso, y han sido vistas enterrándose rápidamente (Brothers, observación personal).

Todas las especies son aparentemente solitarias. La información de una sola especie neártica de *Typhoctes* indica que las larvas son ectoparasitoides de solífugos (Arachnida), la pupación ocurre dentro del hospedero (Brothers, en preparación), pero no existe información del hospedero de ninguno de los miembros de la familia, así que las generalizaciones pueden ser riesgosas.

Esta es una familia con una amplia distribución, predominantemente tropical, pero ausente en la Región Australiana. La subfamilia Apterogyninae es del Viejo Mundo, las demás son del Nuevo Mundo, pero sus centros de origen y patrones de vicarianza no son claros.

Métodos de colección

Los especímenes son raros pero generalmente de recolección manual; las hembras ápteras individualmente y los machos alados con red. Los machos son también fácilmente capturados usando trampas Malaise.

Clave para las subfamilias, tribus y géneros neotropicales de Bradynobaenidae

Las hembras de *Prototilla* y los machos de *Typhoctoides* se desconocen. Aunque los Chyphotinae nocturnos aún no han sido encontrados en el Neotrópico, existe la posibilidad de hallarlos allí, aunque tal vez diferentes, por lo que se incluyen en la clave.

- 1 Machos; ocelos presentes; alas completamente desarrolladas; mesoscudo, mesoscudelo, metanoto y propodeo clara y usualmente articulados (Figura 52.2) 2
- Hembras; ocelos ausentes; alas ausentes; mesoscudo, mesoscudelo, metanoto y propodeo pobremente diferenciados y fusionados (Figura 52.3) 6
- 2(1) Metasoma con el último externo visible complejo; apicalmente con un largo gancho medial, curvado hacia arriba o tres espinas subiguales casi rectas (Figura 52.4). Ala anterior con la celda marginal cerrada, no más larga que el pterostigma, o ausente 3
- Metasoma con el último externo visible simple, apicalmente convexo o muy débilmente emarginado (Figura 52.5); ala anterior con una celda marginal bien desarrollada, mucho más larga que el pterostigma. Typhoctinae 4
- 3(2) Último esterno metasomal visible apicalmente con tres cortas espinas subiguales casi rectas (Figura 52.6); segundo tergo metasomal sin línea de felpa pero con un pliegue longitudinal no distinguible anterolateralmente (Figura 52.7); Bradynobaeninae *Bradynobaenus*
- Último esterno metasomal apicalmente con un largo gan-

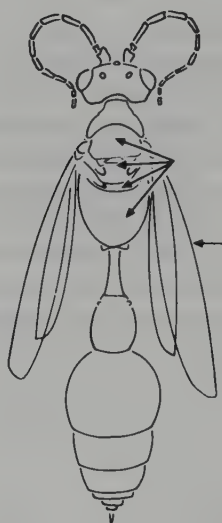


Figura 52.2



Figura 52.3

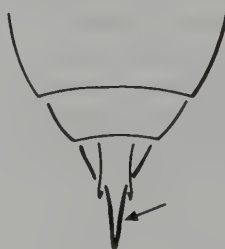


Figura 52.4



Figura 52.5

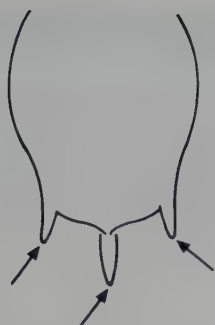


Figura 52.6



Figura 52.7

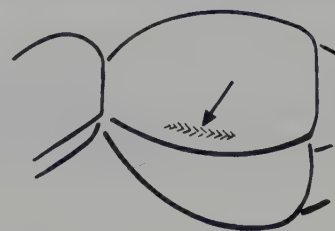


Figura 52.8

- cho medial curvado hacia arriba (Figura 52.4), segundo tergito metasomal con una línea de felpa bien desarrollada de finas sedas decumbentes anterolateralmente (Figura 52.8); Chyphotinae **Chyphot**
- 4(2) Ala posterior sin lóbulo claval o jugal; cuerpo sin sedas plumosas blancas aplanadas; Typhoctini **Typhoctes**
- Ala posterior con los lóbulos claval y jugal distinguibles; cuerpo con conspicuas sedas subplumosas blancas aplanadas; Eotillini **5**
- 5(4) Ala anterior con tres celdas submarginales; garras tarsales dentadas por debajo **Prototilla**
- Ala anterior con dos celdas submarginales; garras tarsales simples por debajo **Eotilla**
- 6(1) Pronoto distintivamente más corto y estrecho que globular, mesotórax, metatórax y propodeo fusionados; Chyphotinae **Chyphot**
- Pronoto similar en tamaño y forma; metatórax y propodeo fusionados **7**
- 7(6) Segundo tergito metasomal sin línea de felpa pero con un pliegue longitudinal inconspicuo anterolateralmente; cabeza prognata con ojos muy pequeños; Bradynobaeninae **Bradynobaenus**
- Segundo tergito metasomal con línea de felpa de finas sedas decumbentes anterolateralmente; cabeza hipognata con ojos grandes; Typhoctinae **8**
- 8(7) Cuerpo con conspicuas sedas subplumosas blancas, aplanadas a manera de escamas; pequeñas, de menos de 5 mm de longitud; Eotillini **Eotilla**
- Cuerpo con sedas blancas aplanadas; tamaño moderado, usualmente más de 6 mm de longitud; Typhoctini **9**
- 9(8) Cabeza con el espacio malar tan ancho como la base de las mandíbulas; garras tarsales dentadas por debajo; arolio pretarsal presente **Typhoctes**
- Cabeza con el espacio malar con un ancho menor que la mitad de la base de las mandíbulas; garras tarsales simples por debajo; arolio pretarsal ausente **Typhoctoides**

Subfamilia Typhoctinae

Esta subfamilia neártica y neotropical incluye cerca de 10 especies en cuatro géneros. Los machos son usualmente negros uniformemente y las hembras son usualmente negras o rojizas, algunas veces con marcas pálidas y de hábitos diurnos. Los Typhoctinae neotropicales comprenden dos tribus (Typhoctini y Eotillini), cuatro géneros y siete especies descritas.

Las especies de *Typhoctes* han sido descritas desde Guatemala y Panamá y varias especies no descritas han sido colectadas en México, Costa Rica, Colombia y Jamaica. De la única especie descrita de *Typhoctoides* (*T. aphelonx* Brothers) se conoce sólo la hembra y ha sido encontrada en regiones altas del noroeste de Argentina, Norte de Chile, y Bolivia.

Tres especies de *Eotilla* han sido descritas desde Chile y Argentina y unas pocas especies aún no descritas han sido encontradas en las mismas zonas. De *Prototilla* sólo se conoce un espécimen macho de *P. anomala* Schuster para Argentina.

Subfamilia Chyphotinae

Esta subfamilia neártica incluye cerca de 55 especies en un género; las especies han sido registradas al sur de México. Los machos y hembras usualmente son uniformemente café; los adultos son nocturnos.

Subfamilia Bradynobaeninae

Esta subfamilia neotropical incluye cerca de 10 especies en un género, el cual fue revisado por Genise (1986). Usualmente, los machos son uniformemente negros o negros y rojizos, y las hembras café o negras y rojizas; todos diurnos.

Literatura citada

- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Genise, J. F. 1986. The Bradynobaenidae and some modifications to the general classification of Hymenoptera Aculeata. *Physis C* 44:39-54.
- Nonveiller, G. 1990. Catalogue of the Mutillidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical Region including Mexico (Insecta: Hymenoptera), pp. 1-150, en: *Hymenopterorum Catalogus (nova editio), Pars 18*. Dr. W. Junk, The Hague.

Familia Pompilidae

F. Fernández

Diagnosis

Brothers y Finnamore (1993:202) ofrecen la siguiente diagnosis: «Reborde dorsal del torulus simple; ojo con el margen interno usualmente más o menos recto, rara vez emarginado. Pronoto con el margen posterodorsal usualmente débil pero algunas veces moderadamente cóncavo, con el ápice posterolateral redondeado anteriormente a la tégula; mesepisterno con un surco oblicuo o recto (rara vez ausente); meso y metacoxas contiguas; ala posterior sin un lóbulo claval distinto pero con un lóbulo jugal notorio; patas por lo general notoriamente alargadas; espolón interno de la tibia posterior modificado como espina. Metasoma usualmente sésil pero rara vez más o menos peciolado; primer esterno metasomal no separado del segundo por constricción; octavo esterno metasomal del abdomen (hipopigio) simple, enteramente expuesto. Dimorfismo sexual ligero: ambos sexos usual-



Figura 53.1

mente macrópteros, rara vez braquípteros o ápteros; formas no macrópteras con el mesosoma usualmente de alguna forma diferente al de las formas macrópteras, con el pronoto articulado libremente, y al menos con el mesonoto y propodeo también distintos». Figura 53.1.

Filogenia

Las familias Pompilidae y Rhopalosomatidae han sido asociadas en la superfamilia Pompiloidea, lo cual sugiere algún tipo de relación o parentesco cercano. Brothers y Carpenter (1993) colocan ambas familias en clados separados, Rhopalosomatidae junto con Formicidae, Vespidae, Scoliidae y Brachynobaenidae, y Pompilidae en el clado que también contiene a Mutillidae y Tiphiidae. Un posterior análisis de Brothers (1999) coloca otra vez a Pompilidae y Rhopalosomatidae como grupos hermanos, y ambos taxa a su vez como el grupo hermano de Formicidae + Vespidae + Scoliidae y Mutillidae.

Pompilidae es un grupo decididamente monofilético; un atributo morfológico universal es el surco transversal oblicuo en la mesopleura (algunas pocas veces no visible). Igualmente, el uso exclusivo de arañas para alimentar a sus crías, y de sólo una araña por huevo es único en Hymenoptera.

Otro problema es dilucidar la filogenia interna de la familia. El único estudio filogenético interno para la familia es el de Shimizu (1994) quien explora caracteres de morfología y ofrece una hipótesis cladística mental. En su figura 373 Shimizu (1994:119) muestra su hipótesis donde Cero-palinae es la subfamilia más basal, seguida de Notocyphinae como grupo hermano de Pepsinae + Ctenoceratinae + Epi-pompilinae + Pompilinae. Estas últimas subfamilias aparecen

formando una politomía. Shimizu (1994) considera a estos grupos como monofiléticos, excepto Pepsinae que podría ser una agrupación artificial. Dentro de Pompilinae los «grupos inferiores» no son monofiléticos; dentro de Pepsinae el grupo *Ageniella* (la tribu Auplopodini de Evans 1973b) es monofilético, pero la tribu Pepsini es parafilética. Probablemente muchos géneros propuestos en Pompilidae son ensamblajes artificiales; es urgente el inicio de estudios críticos en este taxón para aclarar sus componentes y sus relaciones. Recientemente Pitts *et al.* (2005) ofrecen el primer análisis cladístico cuantitativo de las subfamilias de Pompilidae, proponiendo estas relaciones: (Ceropalinae+(Pepsinae+(Ctenocerinae+Pompilinae))).

Biología

Biológicamente, los pompílidos se caracterizan porque sus hembras utilizan arañas como presas para alimentar a sus larvas, y porque cada larva eclosionada se desarrolla sobre una sola presa (Brothers y Carpenter 1993). Unos escasos registros sobre uso de ortópteros y opiliones (Phalangidae) como presas (Evans 1953) no son serios obstáculos para definir a Pompilidae como auténticas cazadoras de arañas. Fuera de esta familia, comportamiento similar se ha visto en Ichneumonidae, Sphecidae y Vespidae (Brothers y Finnamore 1993). Las hembras de Pompilidae, después del apareamiento, buscan activamente arañas para paralizarlas con su aguijón, colocarles un huevo y dejarlas en el mismo sitio de encuentro o transportarlas a algún lugar seguro. Este comportamiento tiene muchas variantes, desde el encuentro fortuito entre araña y presa hasta la búsqueda especializada (presa definida) y el cleptoparasitismo (Grout y Brothers 1982).

Evans (1953) resume los principales pasos de la biología Pompilidae en un marco comparativo dentro de Hymenoptera. La estrategia más general entre las avispas es la búsqueda de su presa (generalmente larvas de Lepidoptera y Coleoptera) para colocarles uno o varios huevos *in situ* de los cuales eclosionarán larvas que consumirán a la indefensa presa. El siguiente paso es el del transporte, como puede verse en algunas cazadoras de larvas de lamelicornios (Scolytidae), seguido de clausura del nido, que puede ser uno abandonado por otros insectos, grietas o cualquier escondite (ejemplos en avispas Ampulicinae [Sphecidae] y numerosos Pompilidae como *Agenioideus cinctellus* (Spinola), *Priocnemis cornica* (Say) y observaciones en *Priocnemis*, *Dipogon*, *Anoplius* y otros géneros. Para Evans (1953) la mayoría de pompílidos caen en el siguiente nivel, caza-parálisis-transporte-excavación de la celda-oviposición-clausura, como muchos Pompilini (*Pompilus*, *Anoplius*, *Episyron*, *Tachypompilus*, *Aporinellus* y otros) y algunos Pepsini (como *Caliadurgus* y algunos *Pepsis*). El siguiente

paso en la tendencia evolutiva de las avispas implica una importante transposición: primero se construye el nido y después siguen las demás partes de la secuencia. Un buen ejemplo puede verse en dos especies chilenas de *Priocnemioidea* y probablemente algunos *Dipogon*. En *Dipogon* y algunos otros Pepsini existe el hábito de nidos multicelulares que se hacen o preparan (modificando cavidades preexistentes) antes de buscar presas. Recientemente Genise (1983) describió un nido multicelular en dos Pompilini, *Tachypompilus erubescens* y *T. mendozae* (Dalla Torre).

Un grupo interesante es el de la tribu Ageniellini (antes llamada Auplopodini, Evans 1973b) en el cual se ha observado construcción cooperativa de nidos multicelulares de barro. Al parecer, existe cierto comportamiento cooperativo en la construcción de estos nidos que podría ameritar la categoría de subsocial de acuerdo con criterios de Wilson (1971) o Michener (1974). Se ha descrito un nido de *Auplopus* en la región de la Macarena (Fernández 1994). Evans (1953) considera este tipo de nidificación como el más avanzado dentro de Pompilidae. Dentro de las cazadoras de arañas también existe el parasitismo, más exactamente definido como cleptoparasitismo. Por ejemplo, *Evagetes* entra a un nido recién cerrado de *Anoplius* y pone su propio huevo sobre la araña paralizada, destruyendo el original. Un ejemplo más extremo está en el género oriental *Xanthampulex* (ahora *Irenangelus*) o en las ampliamente distribuidas *Ceropales*, donde la avispa coloca un huevo sobre la araña paralizada antes que sea enterrada por la avispa que originalmente la cazó, paralizó y transportó.

Dentro de la familia existen formas generalistas y formas especializadas, con especies que atacan un amplio rango de arañas y especies que cazan grupos definidos de arañas (Evans 1953; Grout y Brothers 1982). Por ejemplo, algunos *Priocnemis* y *Anoplius* pueden preñar sobre cualquier araña errante de tamaño apropiado; por otro lado *Epysiron*, *Poecilopompilus*, *Batazonellus* y *Caliadurgus* parecen especializarse en las arañas Epeiridae; *Pedinaspis*, *Aporus* y *Psorthaspis* cazan Ctenizidae; *Tachypompilus* caza arañas lobo (Lycosidae) y *Aporinellus* busca arañas cangrejo (Thomisidae) y saltadoras (Salticidae) (Evans 1953). Rack (1980) registra un caso de ectoparasitismo de un ácaro sobre una especie de Pompilidae en Chile; se ha estudiado un caso de mimetismo que involucra avispas cazadoras de arañas (Evans 1968) y se ha descrito un género mimetizante de hormigas (Evans 1970).

Aunque no existe ninguna revisión dedicada solamente a la biología de las avispas cazadoras de arañas, se recomienda Evans (1953) como una visión general de comportamiento del grupo en el marco sistemático, Evans y Yoshimoto (1962) para la ecología de el comportamiento de nidificación (para las especies de los EEUU), Kurczewski y Kurczewski (1968) quienes discuten los factores de selección de presa, y Evans y West-Eberhard (1970) y O'Neill (2001) para visiones más generales.

Sistemática de Pompilidae

Pompilidae comprende 4 subfamilias y 4.200 especies descritas en el mundo (Brothers y Finnamore 1993); es difícil encontrar otra familia en Hymenoptera con mayores confusiones en su historia taxonómica, multiplicidad de sinonimias y cantidad de nombres innecesariamente propuestos (Banks 1925, 1929, 1945, 1946, 1947). La literatura necesaria para cualquiera que desee trabajar con esta familia está muy dispersa, y algunos trabajos fueron publicados en años y revistas inaccesibles. Peor aún, la única monografía que cubre a Sudamérica (Banks 1946, 1947) carece de bibliografía, listado crítico de materiales y muchos de sus nombres son obsoletos. La fauna norteamericana de Pompilidae es la única bien conocida de nuestro hemisferio, con 282 especies conocidas en 40 géneros (Brothers y Finnamore 1993). Centroamérica se ha estudiado para Pompilinae y algunos otros pocos géneros (Evans 1966b), así como el Caribe. En Sudamérica se conoce mejor la fauna del sur, incluyendo Brasil, Argentina, Uruguay, Paraguay y Chile. Fernández (2000) lista los géneros y especies neotropicales, exceptuando a Chile.

Para Centroamérica y México, Evans (1966b) revisa la subfamilia Pompilinae, incluyendo en su tratamiento al Caribe; Bradley (1944a) discute la posición de algunos géneros mexicanos. El único tratamiento general para la fauna sudamericana es el de Banks (1946, 1947), tratamiento ya desfasado en muchos aspectos; Bradley (1944b) estudia los Aporini de toda América (subfamilia Pompilinae); Banks (1925,

1945, 1946, 1947) trata los Pompilidae de Panamá y Sudamérica.

Después de los trabajos de Banks y Bradley se han estudiado críticamente algunos géneros para todo el Neotrópico o al menos Sudamérica, y se han efectuado revisiones de algunos grupos para la Argentina. Sudamérica comprende 4 subfamilias y unos 50 géneros, la mayoría de ellos en urgente necesidad de revisión (Roig-Alsina, comunicación personal).

Los pocos grupos estudiados son *Irenangelus* Schulz (Evans 1969c, 1987), *Aporus* Spinola (Evans 1973a), *Epipompilus* Kohl (Evans 1967), *Agenioideus* Ashmead (Evans 1965), *Austrochares* Banks (Evans 1969a), *Dicranoplius* Haupt (Evans 1969b), *Adirostes* Banks (Roig-Alsina 1986), *Aridestus* Banks (Evans 1966a), *Aimatocare* Roig-Alsina (Roig-Alsina 1989), *Caliadurgus* Pate (Dreisbach 1961b), *Chirodamus* Haliday (Evans 1968; Roig-Alsina 1989), *Plagicurgus* Roig-Alsina (Roig-Alsina 1982a), *Pompilocalus* Roig-Alsina (Roig-Alsina 1989), *Priocnessus* Banks (Dreisbach 1961a), *Sphictostethus* Kohl (Roig-Alsina 1987), *Atopagenia* Wasbauer (Wasbauer 1987), *Auplopus* Spinola (Dreisbach 1963), *Dimorphagenia* Evans, *Mystacagenia* Evans (Evans 1973b, 1980) y *Poecilopompilus* (Colomo de Correa 1998). Para Argentina se han estudiado *Entypus* Dahlbom (Roig-Alsina 1981), *Caliadurgus* Pate (Dreisbach 1961b; Roig-Alsina 1982b) y *Tachypompilus* Ashmead (Colomo de Correa 1981, 1987). El trabajo más reciente es la revisión de *Pepsis*, uno de los géneros más grandes y comunes de la familia (Vardy 2000, 2002).

Claves para las subfamilias y géneros neotropicales de Pompilidae

Las claves incluyen géneros de México, Centroamérica, el Caribe y Sudamérica. Para las claves a subfamilia se presenta una versión tradicional, basada en Brothers y Finnamore (1993) y Townes (1957), quienes reconocen las cuatro subfamilias más aceptadas en la literatura: Ceropalinae, Notocyphinae, Pompilinae y Pepsinae. Sigue una versión provisional de claves para subfamilias basadas en las conclusiones de Shimizu (1994), quien reconoce Epipompilinae y Ctenoceratinae como subfamilias nuevas, además de las cuatro anteriores.

Las claves para género se basan en la literatura (Bradley 1944b; Dreisbach 1949; Townes 1957; Evans 1966, 1973; Colomo de Correa 1981) y en algunas de las revisiones reseñadas en la sección de sistemática. No se incluyen los géneros de Pepsinae, por las razones dadas a continuación.

Tal y como lo afirmó recientemente Vardy (2000:14), «los géneros de Pompilidae son notoriamente difíciles de definir». Un repaso dado a las monografías de estos grupos (Bradley 1944a, b; Banks 1946, 1947; Evans 1950, 1966b) muestra que

una buena cantidad de géneros no poseen, o no parecen poseer, caracteres sinapomórficos que los diferencie. Las diagnósis de muchos géneros son conjuntos de atributos generales, sin apomorfias propuestas explícitamente. Parte de este problema se debe a la ausencia de estudios filogenéticos en este grupo a lo largo de gran parte de su historia, con la excepción de Shimizu (1994). Varios géneros son desesperadamente monótonos y muy probablemente no son monofiléticos. Probablemente esta sea una de las razones por las cuales no hay muchos taxónomos actualmente dedicados a este grupo. Otras razones pueden estar en la carencia de importancia económica de estas avispas y en la dificultad para acceder a los tipos (Evans 1977). Una forma de ver este problema es cuando se enfrenta el usuario a la lectura de las claves para subfamilias y géneros, donde las palabras «usualmente» y «raramente» son comunes. En algunos casos las excepciones hacen difícil o imposible trazar un límite claro entre dos taxones. A pesar de esto, la mayoría de pompílicos se pueden llevar a subfamilia razonablemente, al igual que

ciertos géneros de Pompilinae. Pepsinae (subfamilia sobre cuya monofilia hay incertidumbre) carece de claves para la Región Neotropical, y es difícil ofrecer claves fiables; algunos de sus géneros no han sido objeto de estudio crítico. Roig-Alsina (1981, 1982a, 1982b, 1986, 1987, 1989) ha resuelto

algunos problemas en varios grupos (especialmente la fauna Argentina), pero hay mucho por hacer. Por todo esto, es claro que las claves deben tomarse con precaución, y es probable que algunas avispa no puedan ser identificadas satisfactoriamente.

Clave para las subfamilias neotropicales de Pompilidae

Basada en Brothers y Finnamore 1993

1 Segundo esterno metasomal con una hendidura transversal visible (Figura 53.2A); mesofémur y metafémur sin sedas subapicales en forma de espina naciendo en hendiduras u hoyos (Figura 53.3A); metatibia frecuentemente con series de dientes a lo largo del margen dorsal (Figura 53.3A); metatibia con sedas en forma de espina de longitud más o menos uniforme y sin explayarse (Figura 53.4A); último segmento de los tarsos (tarsómero 5) centralmente sin filas medias de sedas (Figura 53.5A), aunque algunas veces con un par de filas submedianas de sedas; ala anterior con la vena Cu1 simple en la base, sin ninguna curvatura o cuña hacia abajo (Figura 53.6A) **Pepsinae**

- Segundo esterno metasomal sin una hendidura transversal visible (Figura 53.2B), aunque algunas veces hay una depresión transversa ancha; mesofémur y metafémur usualmente con una o más sedas subapicales dorsales, en forma de espina naciendo en hendiduras u hoyos (Figura 53.3B); metatibia sin series de dientes a lo largo del margen dorsal (Figura 53.3B); metatibia con sedas en forma de espina de longitud variable y explayándose (Figura 53.4B); último segmento de los tarsos (tarsómero 5) centralmente con filas medias de sedas (Figura 53.5B), aunque algunas veces sin sedas o con sedas en otras configuraciones; ala anterior con la vena Cu1 con curva o cuña en la base (Figura 53.6B) **2**

2(1) Metatibia con sedas apicales largas en forma de espina, de longitudes y espaciados irregulares, las sedas claramente explayadas (Figura 53.7A); ala anterior con la vena Cu1 usualmente con una desviación o cuña clara hacia la base (segunda celda discal, 2D, con cuña) (Figura 53.8A); mesofémur y metafémur usualmente con una o más sedas subapicales dorsales que nacen de hoyuelos o surcos (Figura 53.9A); tarsómero 5 con sedas preapicales ventrales formando con frecuencia una clara fila media (Figura 53.10A); esterno 6 del metasoma de la hembra (placa subgenital) sin una carena longitudinal media o un pliegue agudo (Figura 53.11A); labro frecuentemente oculto bajo el clipeo (Figura 53.12A), rara vez expuesto **Pompilinae**

- Metatibia con sedas apicales cortas, de longitudes más o menos iguales, no explayadas (Figura 53.7B); ala anterior

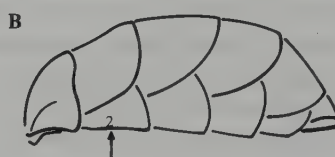


Figura 53.2

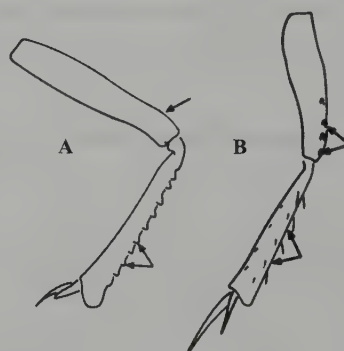
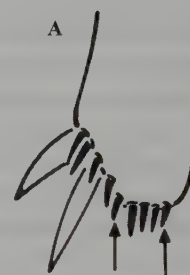


Figura 53.3



Figura 53.4



Figura 53.5

con la vena Cu1 simple en la base (segunda celda discal, 2D, sin cuña) (Figura 53.8B); mesofémur y metafémur usualmente sin sedas subapicales dorsales que nacen de hoyuelos o surcos (Figura 53.9B), si están presentes, entonces estas sedas son pequeñas e incóspicuas; tarsómero 5 con sedas preapicales ventrales usualmente no formando una fila media (Figura 53.10B), estas sedas en diferentes arreglos o ausentes; esterno 6 del metasoma de la hembra (placa subgenital) con una carena longitudi-

dinal media o un pliegue agudo, al menos apicalmente (Figura 53.11B); labro expuesto (Figura 53.12B) 3

3(2) Ojos con sus márgenes internas subparalelas; estigma pequeño, cerca de 2.5 veces tan largo como ancho; aguijón curvo **Notocyphinae**

- Ojos divergentes dorsalmente, las márgenes internas cóncavas arriba (como en la Figura 53.12B); estigma cerca de 4 veces tan largo como ancho; aguijón recto ... **Ceropalinae**

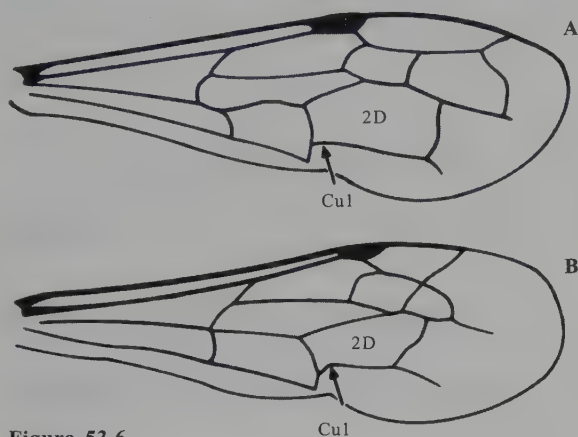


Figura 53.6

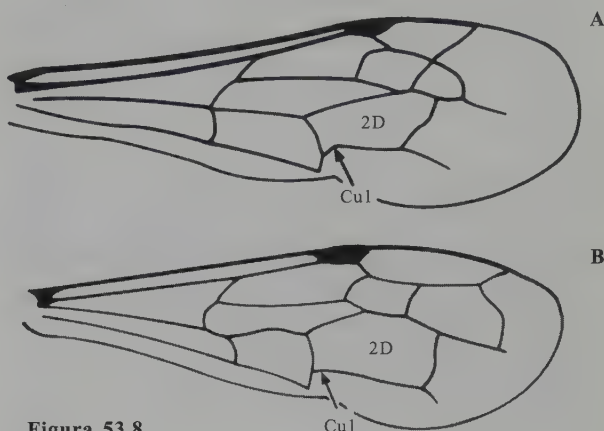


Figura 53.8

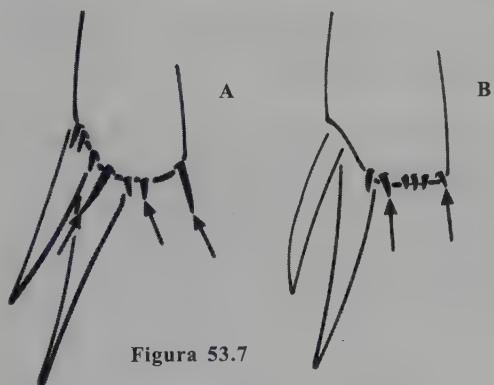


Figura 53.7

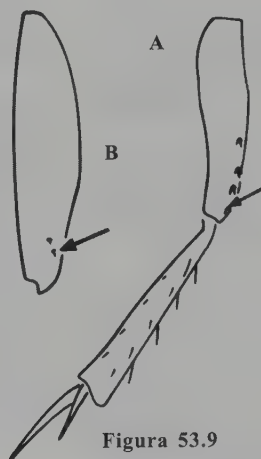


Figura 53.9

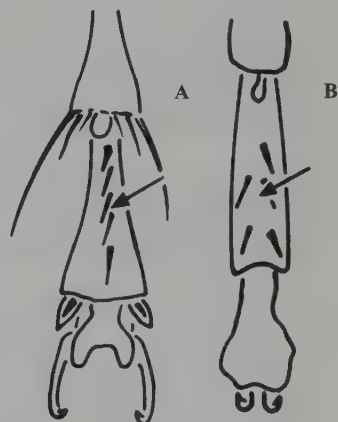


Figura 53.10

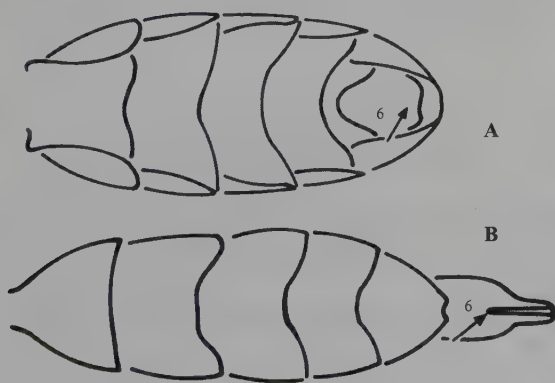


Figura 53.11

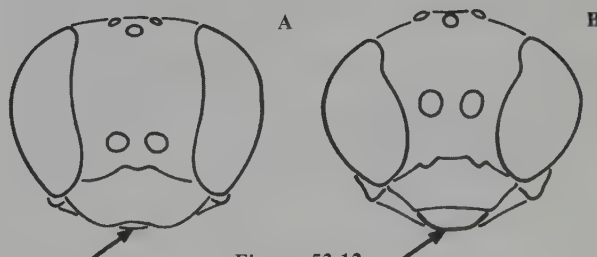


Figura 53.12

Clave para las subfamilias neotropicales de Pompilidae

Basada en el análisis filogenético de Shimizu 1994

1 Labro grande, casi enteramente expuesto y continuo con el margen anterior del clipeo; sexto externo metasomal comprimido; vena subdiscoidal (Cu1) simple; fémures medios y posteriores usualmente lisos, sin sedas, en sus partes apicales 2

- Labro oculto o parcialmente oculto bajo el clipeo; sexto externo metasomal usualmente no comprimido; vena subdiscoidal (Cu1) simple o con una cuña en su base; fémures medios y posteriores con sedas espiniformes en sus partes apicales 3

2(1) Márgenes internas de los ojos fuertemente convergentes debajo, de tal forma que los ojos poseen un aspecto reniforme; sedas apicoventrales sobre el quinto tarsómero posterior largas; sexto externo metasomal fuertemente comprimido lateralmente, con un pliegue medio agudo y longitudinal, proyectado posteriormente más allá del sexto tergo metasomal, formando una proyección parecida a una canaleta; antena de la hembra no se pliega en ejemplares muertos en seco **Ceropalinae**

- Márgenes de los ojos sinuosos, no fuertemente convergentes abajo; sedas apicoventrales sobre el quinto tarsómero posterior en forma de hoja, anchas y aplanadas; sexto externo metasomal comprimido lateralmente con una carena media longitudinal, nunca como arriba; antena de la hembra se pliega hacia adentro **Notocyphinae**

3(1) Sexto externo metasomal claramente aplanado; avispa de integumento gris metálico **Epipompilinae**

- Sexto externo metasomal formando lateralmente una U ... 4

4(3) Sedas espiniformes largas e irregularmente esparcidas sobre el apice de las tibias posteriores; vena subdiscoidal (Cu1) del ala anterior usualmente formando una cuña en su base; segundo externo en ambos sexos sin hendidura transversa **Pompilinae**

- Sedas espiniformes subapicales cortas y regulares, sobre las tibias posteriores; vena subdiscoidal (Cu1) normal; segundo externo de la hembra (y frecuentemente en el macho) con una hendidura transversal visible 5

5(4) Segmentos de las antenas en los machos uniramos, biramos o catenulados **Ctenoceratinae**

- Segmentos de las antenas de los machos de otra forma **Pepsinae**

Subfamilia Ceropalinae

Clave para los géneros

- 1 Uñas de los tarsos posteriores desviadas en un ángulo recto en la mitad de su longitud **Ceropales**
- Uñas de los tarsos posteriores sin esta desviación **Irenangelus**

Subfamilia Notocyphinae

Un solo género en la Región Neotropical **Notocyphus**

Subfamilia Epipompilinae

Un solo género en la Región Neotropical **Epipompilus**

Subfamilia Pompilinae

Clave para las tribus (Estreptaulo es un surco transversal en el declive anterior del pronoto).

- 1 Pronoto con el collar no bien diferenciado del disco, con el estreptaulo ausente medialmente y el collar aproximadamente en el mismo plano del disco; si el collar está en un plano inferior, el estreptaulo está ausente; pronoto más largo que el mesoscudo en muchos géneros; ojos algunas veces totalmente cubiertos con pelos cortos **Aporini**
- Pronoto con el collar separado del disco por un estreptaulo completo, el disco notoriamente por encima del collar (Figura 53.13); pronoto más corto que el mesoscudo sobre la línea media, o al menos no es notoriamente más largo; ojos nunca pilosos **Pompilini**

Tribu Aporini

Clave para los géneros (hembras)

- 1 Ala anterior con tres celdas submarginales 2
 - Ala anterior con dos celdas submarginales 3
- 2(1) Ojos pilosos; pronoto relativamente corto, con el es-

- treptaulo ausente; labro notoriamente expuesto; mandíbulas sin un surco fimbriado debajo *Epipompilus*
- Ojos desnudos; pronoto alargado, el estreptaulo presente excepto medialmente; labro no expuesto; mandíbulas con un surco notorio fimbriado debajo *Psorthaspis*

- 3(1)** Fosas antenales extendidas hacia arriba, paralelas a las órbitas internas, el área frontal forma una carena vertical más o menos elevada; segunda celda submarginal recibe dos venas recurrentes o el disco pronotal está proyectado lateralmente por una aguda carena que se proyecta; alas bandeadas; tergos 2 y 3 con bandas o manchas, el 6 anaranjado o con una mancha o banda basal **4**
- Fosas antenales extendidas de forma oblicua lateralmente hacia los ojos, con el espacio frontal formando una prominencia amplia en forma de V, cuyos brazos resaltan externamente hacia los ojos; disco del pronoto sin marginación aguda **5**

- 4(3)** Disco del pronoto no marginado por una carena aguda; profémur engrosado, un tercio a un medio tan ancho como largo; segunda celda submarginal recibe la segunda vena recurrente a cierta distancia antes de la segunda vena cubital transversa *Euplaniceps*
- Disco del pronoto marginado lateralmente por una carena aguda que se proyecta; profémur no engrosado, un cuarto tan ancho como largo; segunda vena recurrente aproximadamente opuesta a la segunda vena cubital transversa ...
..... *Aspidaporus*

- 5(3)** Segunda celda submarginal recibe las dos venas recurrentes; [ojos desnudos; margen inferior de las mandíbulas simple; último tergo rojo] *Rhabdaporus*
- Segunda celda submarginal recibe sólo una vena recurrente, la segunda opuesta o más allá de la segunda vena cubital transversa **6**

- 6(5)** Uñas con un diente interno, o si divididas, el diente interno agudo *Aporus*
- Uñas divididas, el diente interno trunco; [margen inferior de las mandíbulas dentado; ojos desnudos] **7**

- 7(6)** Diente externo de la uña tarsal desviado en un ángulo, desde éste ángulo hasta el ápice, largo, recto, delgado, el diente interno escasamente más ancho; integumento completamente negro; alas no cobrizas *Cosmiaporus*
- Diente externo de las uñas tarsales suavemente curvo, el diente interno cerca de dos veces más ancho; abdomen rojo y alas cobrizas *Drepanaporus*

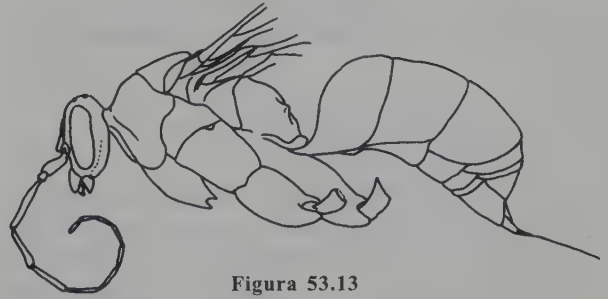


Figura 53.13

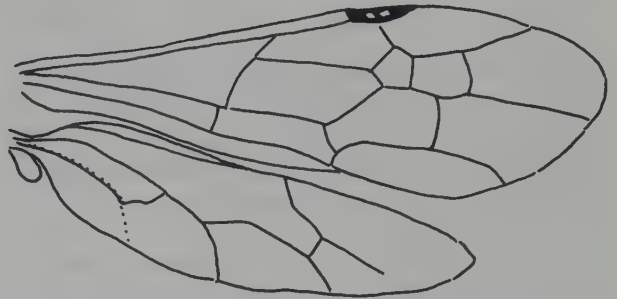


Figura 53.14



Figura 53.15



Figura 53.16

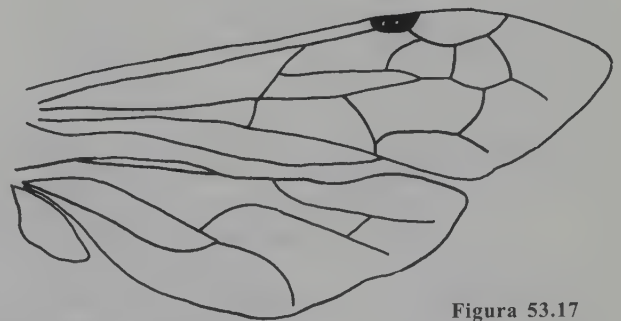


Figura 53.17

Tribu Aporini

Clave para los géneros (machos), excepto *Rhabdaporus*

- 1 Ala anterior con tres celdas submarginales 2
- Ala anterior con dos celdas submarginales 3
- 2(1) En el ala posterior la vena cu-a deja la vena anal en ángulo agudo (de 35 a cerca de 90 grados), esta es corta y recta (Figura 53.14); [palpos maxilares inusualmente largos] *Epipompilus*
- En el ala posterior las venas cu-a y anal no están claramente separadas, formando un arco amplio y continuo que se curva hacia arriba para unirse con la vena M+Cu (Figura 53.22) *Psorthaspis*
- 3(1) Segunda vena recurrente situada en la segunda celda submarginal o intersticial entre la segunda y la tercera; [vértex sin marginación aguda] 4
- Segunda vena recurrente situada en la tercera celda submarginal, [esternito 9 entero, espolones negros] 6
- 4(3) Espolones blancos; tercera celda discoidal más larga que alta 5
- Espolones negros; tercera celda discoidal más alta que larga, o abierta *Allaporus*
- 5(4) Segunda vena recurrente opuesta a la segunda vena cubital transversa *Aspidaporus*
- Segunda vena recurrente basal a la segunda vena cubital transversa *Euplaniceps*



Figura 53.18

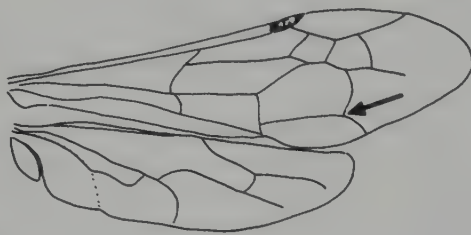


Figura 53.19

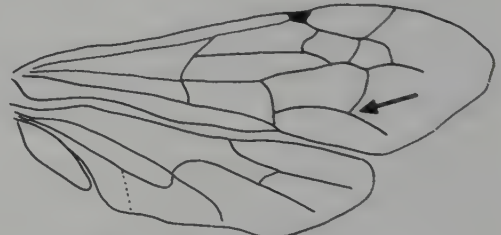


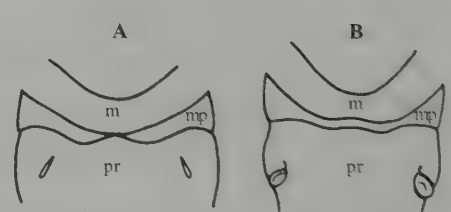
Figura 53.20



Figura 53.21



Figura 53.22



m: metanoto, mp: metaposnoto, pr: propodeo

Figura 53.23

Tribu Pompilini

Clave para los géneros (hembras)

- 1 Propodeo con procesos conspicuos, más o menos cónicos en sus partes posteriores y laterales (Figura 53.15) *Aporinellus*
- Propodeo sin procesos cónicos en sus partes posteriores y laterales (Figura 53.16) 2
- 2(1) Metaposnoto arqueadamente ensanchado en cada lado de la línea media (Figura 53.23A), para después estrecharse a la altura de los espiráculos propodeales; vena anal del ala posterior reunida con el cúbito más allá del origen de este (Figura 53.17), excepto algunas veces en *Epysiron* (el cual posee pubescencia escamosa sobre el tergo primero) y *Austrochares* (en el cual la tibia anterior presenta espinas dorsales en la mayor parte de su longitud) 3
- Metaposnoto con sus márgenes aproximadamente paralelos (Figura 53.23B); alas posteriores con venación variable; pubescencia no escamosa; tibia anterior espinosa solo apicalmente 5
- 3(2) Uñas dentadas; vena anal del ala posterior reunida con el cúbito más allá del origen de este *Poecilopompilus*
- Uñas bífidas; vena anal del ala posterior reunido con el cúbito cerca o ligeramente más allá del origen de este 4
- 4(3) Primer tergo, y usualmente partes del propodeo y el tórax, con una pubescencia parecida a escamas; clipeo transverso, sus márgenes superiores ligeramente irregu-

- lares hacia los lados *Epysiron*
- Cuerpo sin ningún tipo de pubescencia como escamas; clípeo grande, sus márgenes superiores notoriamente sinuosos *Austrochares*
- 5(2)** Una línea impresa en la frente desde el ocelo inferior hasta la base de las antenas y otra en la parte basal media del propodeo; [pronoto en vista dorsal mucho más corto que el mesonoto y casi completamente oblicuo hacia atrás (Figura 53.18); abdomen ferrugíneo] *Aridestus*
- Frente y propodeo sin impresiones lineares **6**
- 6(5)** Segunda vena recurrente del ala anterior surge de la vena subdiscoidal mucho más allá de la mitad de la distancia desde la base de la vena subdiscoidal hasta el margen externo del ala (Figura 53.19); tergo apical solo densamente sedoso en unas pocas especies de *Priochilus* **7**
- Segunda vena recurrente del ala anterior surge de la vena subdiscoidal cerca de la mitad o menos de la mitad de la distancia desde la base de la vena subdiscoidal hasta el margen externo del ala (Figura 53.20); o si de alguna forma más de la mitad (algunos *Anoplius*), el tergito apical densamente sedoso **11**
- 7(6)** Almohadilla pulvilar grande, el peine consiste en 18 o más sétulas cortas y paralelas; espinas laterales apicales sobre los penúltimos segmentos tarsales con más de la mitad del largo del último segmento; clípeo con una emarginación media notoria, muy definida *Aplochares*
- Almohadilla pulvilar muy pequeña, el peine consiste en unas pocas sétulas divergentes; espinas laterales apicales de los penúltimos segmentos tarsales mucho más cortos que arriba; clípeo emarginado suave y ampliamente **8**
- 8(7)** Uñas dentadas; tercera celda discoidal con una cavidad en su esquina interna inferior **9**
- Uñas bifidas, la interna más ancha que la externa; tercera celda discoidal sin una cavidad en su esquina interna inferior **10**
- 9(8)** Frente con un tubérculo romo entre y ligeramente encima de los receptáculos antenales; propodeo notoriamente convexo, más o menos inflado lateralmente, no estriado o con pubescencia semierecta *Tachypompilus*
- Frente sin tubérculo como arriba; propodeo con la declividad más bien baja y plana, frecuentemente estriado o con una pubescencia semierecta, pálida y corta *Agenioideus*
- 10(8)** Pronoto corto, en declive suavemente frontal; antena muy delgada, con los flagelómeros externos alargados; abdomen no comprimido *Priochilus*
- Pronoto con el disco producido anteromedialmente de forma subangular, la cara anterior casi o completamente circular al disco; segmentos exteriores del flagelo más bien cortos y gruesos en muchas especies; abdomen débil a notoriamente comprimido *Balboana*
- 11(6)** Uñas bifidas **12**
- Uñas dentadas (si bifidas, el tergo apical del abdomen densamente cubierto por sedas gruesas) **13**
- 12(11)** Labro expuesto; ápice del abdomen comprimido *Paracyphononyx*
- Labro no expuesto; ápice del abdomen no comprimido; almohadilla pulvilar muy grande con una orla de sétulas cortas *Dicranoplius*
- 13(11)** Tergo apical con numerosas sedas firmes usualmente dispuestas densamente; almohadilla pulvilar notoria, con 12 a 26 sedas subparalelas *Anoplius*
- Tergo apical sin sedas o cerdas, si hay sedas gruesas no están dispuestas densamente; peine pulvilar variable ... **14**
- 14(13)** Antena muy corta, los segmentos flagelares medios tienden a ser ligeramente anchos y aplanados en una cara, el tercer segmento como mucho 3.5 veces tan largo como ancho; usualmente menos de tres veces tan largo como ancho; peine pulvilar de no más de siete débiles sétulas *Evagetes*
- Antena larga y delgada, tercer segmento generalmente 3.5 veces más largo que ancho; peine pulvilar variable, cuando reducido la antena es larga y delgada **15**
- 15(14)** Celda marginal del ala anterior alejada de la punta del ala por al menos 1.3 veces su propia longitud, celdas submarginales 2 y 3 estrechas anteriormente *Ammosphex*
- Celda marginal del ala anterior más larga, alejada de la punta del ala por aproximadamente su propia longitud; celdas submarginales 2 y 3 amplias anteriormente *Arachnospilea*

Tribu Pompilini

Clave para los géneros (machos)

- 1** Propodeo con dos procesos distintos más o menos cónicos posterolateralmente (Figura 53.15) *Aporinellus*
- Propodeo sin procesos cónicos posteriormente, aunque ocasionalmente los ángulos posteriores pueden estar ampliamente proyectados **2**
- 2(1)** El postnoto se ensancha arqueadamente a cada lado de la línea media dorsal para volver a estrecharse a la altura de los espiráculos propodeales (Figura 53.23A); vena anal del ala posterior se reúne con el cúbito más allá del origen de este, excepto en *Epysiron*, donde el tergo 1 posee pubes-

- cencia en forma de escamas, y *Austrochares*, donde la tibia anterior posee espinas dorsales en la mayor parte de su longitud 3
- Metapostnoto de márgenes aproximadamente paralelas (Figura 53.23B); sin pubescencia en forma de escamas sobre el tergo primero; otros caracteres variables 5
- 3(2) Propodeo y tergo 1 con pubescencia recostada, en forma de escamas; especies predominantemente negras, con maculaciones limitadas blancuzcas a amarillentas, si las hay *Epysiron*
- Propodeo y tergo 1 sin pubescencia en forma de escamas; especies con patrones de color ferruginoso y/o amarillo 4
- 4(3) Vena anal del ala posterior reunida con el cúbito cerca o solo ligeramente más allá del origen de este; cabeza sólo ligeramente más ancha que alta (distancia transfacial aproximadamente 1.1 de la distancia facial vertical) *Austrochares*
- Vena anal del ala posterior reunida con el cúbito bien distante del origen de este; cabeza (especialmente ojos) inusualmente ancha (distancia transfacial al menos 1.15 veces la de la distancia facial vertical) ... *Poecilopompilus*
- 5(2) Frente con una línea impresa desde el ocelo inferior hasta la base de las antenas *Aridestus*
- Frente sin línea impresa 6
- 6(5) Segunda vena recurrente del ala anterior surge de la vena subdiscoidal mucho más allá de la mitad de la distancia desde la base de la vena subdiscoidal hasta el margen externo del ala 7
- Segunda vena recurrente surge de la vena subdiscoidal cerca de o a menos de la mitad de la distancia desde la base de la vena subdiscoidal hasta el margen externo del ala 11
- 7(6) Uñas delgadas y ligeramente curvas, con un diente erecto pequeño (excepto uñas internas de los tarsos anteriores) *Agenioideus*
- Uñas más robustas y curvas, con el diente también robusto y en declive hacia afuera, subparalelo al externo (esto es, bífido), o las uñas en parte edentadas 8
- 8(7) Propodeo notoriamente convexo y con contorno de alguna forma irregular, incluyendo una concavidad en el declive; especies principalmente ferruginosas con un tubérculo como encima de los receptáculos antenales *Tachypompilus*
- Declive del propodeo bajo y llano, sin irregularidades o declividad definida; especies principalmente negras 9
- 9(8) Espacio malar corto; palpos maxilares cortos, longitud del penúltimo segmento menor de un tercio de la longitud media del clipeo; alas con tendencia a doblarse longitudinalmente *Aplochares*
- Espacio malar ausente; palpos maxilares largos, longitud del penúltimo segmento no menor que la mitad de la longitud media del clipeo; las alas no tienden a plegarse longitudinalmente 10
- 10(9) Antenas delgadas, filiformes, algunas veces muy débilmente crenuladas en perfil; pronoto corto, con declive abrupto; placa subgenital como mucho moderadamente comprimida; dígito expandido y curvo apicalmente *Priochilus*
- Antenas notoriamente crenuladas en perfil, al menos el tercio externo; pronoto de alguna forma alargado, en vista lateral con el disco subangularmente separado de la cara anterior; placa subgenital notoriamente comprimida; dígito en forma de varilla *Balboana*
- 11(6) Uñas bífidas 12
- Uñas dentadas 14
- 12(11) Labro expuesto; propodeo con pilosidad o pubescencia 13
- Labro no expuesto o sólo parcialmente *Anoplius*
- 13(12) Antenas fuertemente crenuladas o subserradas en perfil; declividad posterior del propodeo con pilosidad densa y erecta *Paracyphononyx*
- Antenas sólo apical y débilmente crenuladas; propodeo con un declive posterior abrupto bordeado con una toska pubescencia *Dicranoplius*
- 14(11) Propodeo más bien convexo y con una declividad posterior conspicua; antena corta, longitud del tercer segmento menos de dos veces su grosor y notablemente más corto que el cuarto; pronoto arqueado por detrás; almohadilla pulvilar y peine muy débiles *Evagetes*
- Propodeo generalmente menos convexo que arriba, cuando está presente una declividad posterior la antena es mucho más larga, longitud del tercer segmento dos veces mayor que su grosor; pronoto al menos débilmente angulado por detrás, frecuentemente angulado 15
- 15(14) Último segmento del tarso anterior notoriamente lobulado a lo largo del margen interno, más ancho a la mitad de su longitud; edeago con una proyección en forma de diente a lo largo de sus márgenes *Ammosphex*
- Último segmento del tarso anterior notoriamente menos lobulado, el segmento con su máximo ancho aproximadamente a dos tercios de su longitud, medida desde su base; edeago simple *Arachnospila*

Subfamilia Pepsinae

Clave para las tribus

- 1 Primer tergo metasomal en vista dorsal con sus lados rectos o ligeramente convexos, lateralmente con un surco oblicuo **Pepsini**
- Primer tergo metasomal en vista dorsal con sus lados usualmente cóncavos hacia la base; por lo general, lateralmente sin surcos marcados **Ageniellini**

Tribu Ageniellini

Clave para los géneros (hembras)

- 1 Pronoto con una proyección media dorsal pequeña y redondeada, que se eleva anteriormente, en forma suave, desde el disco del pronoto; con la carena occipital extendida dorsalmente dentro del vértex en un bucle corto **Atopagenia**
- Pronoto sin proyección; sin carena occipital extendida dorsalmente **2**
- 2(1) Ápice de la tibia frontal con una espina en forma de gancho curvo, notoriamente diferente, sobre la cara externa; clípeo grande, bien extendido debajo de los ojos **3**
- Ápice de la tibia frontal sin una espina curva notoria que se diferencie bien de las otras **4**
- 3(2) Último segmento de los tarsos medio y posterior con

- espinas debajo; parte inferior de la mesopleura con una proyección; clípeo notoriamente emarginado **Phanochilus**
- Último segmento de todos los tarsos liso por debajo; mesopleura sin prominencia; clípeo trunco **Priocnemella**

- 4(2) Mandíbulas con un penacho basal de sedas largas y pálidas, las cuales cubren buena parte de éstas (Figura 53.21); espacio malar al menos la mitad del ancho de las mandíbulas en su base **Mystacagenia**
- Mandíbulas simples, con sedas esparcidas; espacio malar menos de la mitad del ancho de las mandíbulas en su base, con frecuencia casi ausente **5**

- 5(4) Tergo apical cubierto con sedas y sin un área pigidial diferenciada; mentón con o sin unas pocas sedas tenues esparcidas longitudinalmente **Ageniella**
- Tergo apical con un área media desprovista de sedas y más o menos lisa, frecuentemente pulida; mentón con un grupo de sedas robustas que surgen cerca de la base y se dirigen hacia adelante **6**

- 6(5) Espacio malar como mucho un tercio del ancho de las mandíbulas en su base; sienes prominentes, casi del ancho de los ojos; diente de la uña muy cercano al externo; machos macrocefálicos **Dimorphagenia**
- Espacio malar pequeño o ausente, mandíbulas y márgenes inferiores de los ojos casi en contacto; sienes estrechas, en retroceso; diente de la uña bien separado del externo **Auplopus**

Literatura citada

- Banks, N. 1925. Psammocharidae from Panama. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 67(9):329-338.
- Banks, N. 1929. Psammocharidae. Classification and descriptions. *Journal of the New York Entomological Society* 19:219-237.
- Banks, N. 1945. The Psammocharidae (spider-wasps) of northern South America. *Boletín de Entomología Venezolana* 4(2):81-126.
- Banks, N. 1946. Studies of South American Psammocharidae Part I. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 96:311-525.
- Banks, N. 1947. Studies of South American Psammocharidae Part II. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 99:371-486.
- Bradley, C. 1944a. The generic position of certain Mexican Pompilidae (Hymenoptera), with description of a new genus. *Notulae Naturae* 145:1-12.
- Bradley, C. 1944b. A preliminary revision of the Pompilinae (exclusive of the tribe Pompilini) of the America (Hymenoptera: Pompilidae). *Transactions of the American Entomological Society* 70:23-157.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-250.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):227-304.
- Brothers, D. J. y A. T. Finnamore. 1993. Family Pompilidae, p. 202, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families*. Research Branch, Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Colomo de Correa, M. V. 1981. Clave para los géneros argentinos de la subfamilia Pompilinae (Hymenoptera Pompilidae). *Neotropica* 27(77):17-26.
- Colomo de Correa, M. V. 1987. Revisión de las avispas argentinas del género *Tachypompilus* Ashmead (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 44(3-4):201-237.
- Colomo de Correa, M. V. 1998. Análisis cladístico del género *Poecilopompilus* Howard (Hymenoptera, Pompilidae) y clave para las especies. *Insecta Mundi* 12(1-2):103-112.
- Dreisbach, R. R. 1949. Psammocharini (Hymenoptera) of North

- America and the Antilles: Key to genera; new species and key to males of *Pompilinus*. *Entomologia Americana* (N.S.) 29(1-2):1-58.
- Dreisbach, R. R. 1961a. Additional new species in the genus *Priocnessus* Banks (Hymenoptera: Psammocharidae) with photomicrographs of genitalia of all the new males. *American Midland Naturalist* 65(1):215-235.
- Dreisbach, R. R. 1961b. Eighteen new species in the genus *Calicurgus* Lepeletier (Hymenoptera: Psammocharidae) from México, Central and South America with a key of all the species and photomicrographs of the male genitalia and subgenital plates. *American Midland Naturalist* 65(2):360-380.
- Dreisbach, R. R. 1963. New species of spider wasps, genus *Auplopus*, from the Americas south of the United States (Hymenoptera: Psammocharidae). *Proceedings of the U. S. National Museum of Natural History* 114:137-211.
- Evans, H. E. 1950. A taxonomic study of the Nearctic spider wasps belonging to the tribe Pompilini (Hymenoptera: Pompilidae). *Transactions of the American Entomological Society* 75:133-270.
- Evans, H. E. 1953. Comparative ethology and the systematics of spider wasps. *Systematic Zoology* 2:155-172.
- Evans, H. E. 1965. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). I. The genus *Agenioideus* Ashmead in South America. *Breviora* 234:1-7.
- Evans, H. E. 1966a. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). II. Genus *Aridestus* Banks. *Psyche* 73:116-122.
- Evans, H. E. 1966b. A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Memoirs of the American Entomological Society* 20:1-442.
- Evans, H. E. 1967. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). III. Additional notes on *Epipompilus* Kohl. *Breviora* 273:1-15.
- Evans, H. E. 1968. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). IV. Examples of dual sex-limited mimicry in *Chirodamus*. *Psyche* 75(1):1-22.
- Evans, H. E. 1969a. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). V. *Austrochares* Banks. *Psyche* 76:18-28.
- Evans, H. E. 1969b. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). VI. *Dicranoplius* Haupt. *Studia Entomologica* 12(1-4):383-400.
- Evans, H. E. 1969c. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). VII. *Irenangelus* Schulz. *Studia Entomologica* 12:417-431.
- Evans, H. E. 1970. A new genus of ant-mimicking spider wasps from Australia (Hymenoptera, Pompilidae). *Psyche* 77(3):303-307.
- Evans, H. E. 1973a. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). VIII. The genus *Aporus* Spinola in South America. *Studia Entomologica* 16:353-370.
- Evans, H. E. 1973b. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). IX. The genera of Auplopodini. *Psyche* 80:212-226.
- Evans, H. E. 1977. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). X. Supplementary notes. *Psyche* 83:263-270.
- Evans, H. E. 1980. A new species of *Mystacagenia* from Panama (Hymenoptera, Pompilidae). *Pan-Pacific Entomologist* 56(3):185-186.
- Evans, H. E. 1987. A new species of *Irenangelus* from Costa Rica (Hymenoptera: Pompilidae: Ceropalinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 89(3):559-561.
- Evans, H. E. y C. M. Yoshimoto. 1962. The ecology and nesting behavior of the Pompilidae (Hymenoptera) of the northeastern United States. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 3(3):67-119.
- Evans, H. E. y M. J. West-Eberhard. 1970. *The wasps*. University of Michigan Press, Ann Harbor.
- Fernández, F. 1994. Breves observaciones sobre nidos cooperativos en *Trigonopsis violascens* (Dalla Torre) (Hymenoptera: Sphecidae) y *Auplopus* sp. (Hymenoptera: Pompilidae). *Tacaya* 2:6-8.
- Fernández, F. 2000. Avispas cazadoras de arañas (Hymenoptera: Pompilidae) de la Región Neotropical. *Biota Colombiana* 1(1):3-24.
- Genise, J. F. 1983. Comportamiento de nidificación de *Tachypompilus erubescens* (Tasch.) y *T. mendozae* (D. T.) (Hym. Pompilidae) con la descripción de un nuevo tipo de nido multicelular. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 42(1-4):305-312.
- Grout, T. G. y D. J. Brothers. 1982. Behavior of parasitic pompilid wasps (Hymenoptera). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 45(2):217-220.
- Kurczewski, F. E. y E. J. Kurczewski. 1968. Host records for some North American Pompilidae (Hymenoptera) with a discussion of factors in prey selection. *Journal of the Kansas Entomological Society* 41(1):1-33.
- Michener, C. D. 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- O'Neill, K. M. 2001. *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca.
- Pitts, J. P., M. S. Wasbauer y C. D. von Dohlen. 2005. Preliminary morphological analysis of relationships between the spider wasp subfamilies (Hymenoptera: Pompilidae): revisiting an old problem. *Zoologica Scripta* (en prensa).
- Rack, G. 1980. Eine neue Milbe (Acarina, Pygmephoridae) von *Priocnemis apogonus* (Hymenoptera, Pompilidae) aus Chile. *Folia Entomologica Hungarica* 41:329-332.
- Roig-Alsina, A. 1981. Revisión del género *Entypus* Dahlbom en la Argentina (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 40(1-4):311-336.
- Roig-Alsina, A. 1982a. *Plagicurgus*, nuevo género de Pepsinae neotropicales (Hymenoptera, Pompilidae). *Physis C* 41(100):73-77.
- Roig-Alsina, A. 1982b. Revisión del género *Caliadurgus* Pate en la Argentina (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41(1-4):233-252.
- Roig-Alsina, A. 1986. Contribución al conocimiento de los Pepsinae sudamericanos. II. El Género *Adirostes* Banks (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 43(4):165-170.
- Roig-Alsina, A. 1987. Contribución al conocimiento de los Pepsinae sudamericanos. IV. El género *Sphictostethus*

- Kohl (Hymenoptera, Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 44(3-4):277-315.
- Roig-Alsina, A. 1989. La posición sistemática de los grupos hasta ahora incluidos en *Chirodamus* Haliday *sensu lato* y revisión de *Pompilocalus* gen. nov. (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 47:3-73.
- Shimizu, A. 1994. Phylogeny and classification of the family Pompilidae (Hymenoptera). *TMU Bulletin of Natural History* 2:1-142.
- Townes, H. K. 1957. Nearctic wasps of the subfamilies Pepsinae and Ceropalinae. *Bulletin of the United States National Museum* 209:1-286.
- Vardy, C. R. 2000. The New World tarantula-hawk wasp genus *Pepsis* Fabricius (Hymenoptera: Pompilidae). Part 1. Introduction and the *P. rubra* species-group. *Zoologische Verhandelingen* 332:3-86.
- Vardy, C. R. 2002. The New World tarantula-hawk wasp genus *Pepsis* Fabricius (Hymenoptera: Pompilidae). Part 2. The *P. grossa* to *P. deaurata*-groups. *Zoologische Verhandelingen* 338:3-135.
- Wasbauer, M. S. 1987. A new genus of Ageniellini from Central America (Hymenoptera: Pompilidae: Pepsinae). *Psyche* 94:181-187.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.

Familia Mutillidae

D. J. Brothers

Diagnosis

Dimorfismo sexual extremo: macho usualmente macróptero, raramente braquíptero o áptero; hembras ápteras; formas braquípteras y ápteras con mesosoma diferente a la forma macróptera, con el pronoto usualmente fusionado al mesotórax pero rara vez libremente articulado, mesonoto y metanoto-propodeo por lo general indistinguiblemente fusionados pero la sutura raramente discernible. La margen dorsal del tórulo elaborada como un tubérculo fuerte y convexo. Pronoto del macho con una margen posterodorsal en forma de V; ápice posterolateral truncado anterior a la tégula; ala posterior sin un lóbulo claval definido, sin lóbulo jugal. Mesocoxas y metacoxas contiguas. Mesosoma sésil o

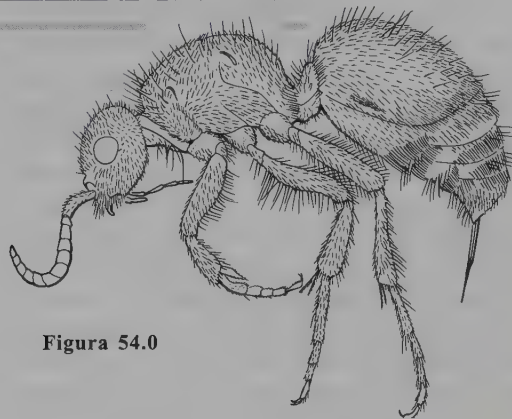


Figura 54.0

con un pecíolo corto; primer segmento metasomal sin un nodo verdadero aunque algunas veces semejante a esto, primer esterno metasomal separado del segundo esterno por una profunda constricción; segundo segmento metasomal usualmente con una línea lateral longitudinal de felpa sobre el tergo y/o esterno pero algunas veces sin esta. Esterno metasomal 8 del macho (hipopigio), usualmente simple, raramente con el ápice emarginado o con muesca. Habitus en la Figura 54.0.

Filogenia

Brothers (1975, 1999) y Brothers y Carpenter (1993) examinaron las relaciones entre las avispas aculeadas, y concluyeron que Sapygidae es el grupo hermano de Mutillidae. Sin embargo, Rasnitsyn (1988) considera a Tiphiidae como el grupo hermano de Mutillidae y Ronquist *et al.* (1999) y Ronquist (1999) no pudieron resolver ese problema. Brothers (1975, 1999) y Lelej y Nemkov (1997) examinaron las relaciones de las subfamilias de Mutillidae; sus conclusiones difieren de alguna manera; así que los arreglos de Brothers (1999) son los que se seguirán aquí. No existen estudios de la filogenia de los géneros de Mutillidae en la Región Neotropical ni en ninguna otra.

Taxonomía

Existen siete subfamilias: Myrmosinae (con dos tribus, Myrmosini y Kudakrumiini), Pseudophotopsidinae, Ticoplinae (con dos tribus, Ticoplini y Smicromyrmillini), Rhopalomutillinae, Sphaerophthalminae (con dos tribus, Dasylabrini y Sphaerophthalmini, la última con dos subtribus, Sphaerophthalmina y Pseudomethocina, cuyos miembros no siempre son ubicados fácilmente en una subtribu), Myrmillinae y Mutillinae (con dos tribus, Ephutini y Mutillini, esta última con dos subtribus, Mutillina y Smicromyrmina). Sólo Sphaerophthalmini, Ephutini y Smicromyrmina están representadas en el Neotrópico. La familia probablemente contiene cerca de 10.000 especies en el mundo. Desafortunadamente, la muy

rica fauna neotropical está pobremente estudiada, así que el número de especies actual es difícil de estimar. Cameron (1894 a 1899) trató 221 especies de Centroamérica y México. Sin embargo, es probable que por lo menos 300 especies se encuentren tan sólo en Costa Rica (Brothers 1995). Cambra y Quintero (1992) registraron 67 especies para Panamá, basados principalmente en hembras, y Cambra (1997) comparó las faunas de Sphaerophthalmini de Costa Rica y Panamá. Un total de 133 especies han sido registradas para el Perú (Quintero y Cambra 1996) y 317 especies para Argentina (Fritz 1998). De acuerdo con el reciente catálogo (Nonveiller 1990), cerca de 1.500 especies han sido descritas al sur de Estados Unidos (aunque incluyendo algunos taxa neárticos), pero este supuesto debe ser una baja estimación del considerable tamaño de la fauna mutílida neotropical, la cual puede exceder las 4.000 especies. Overall (1991) proporcionó una lista de los supuestos géneros neotropicales que incluye taxones del sur neártico y una bibliografía.

Importantes trabajos taxonómicos sobre los grupos neotropicales —especialmente aquellos que proporcionan claves a géneros y especies— incluyen Schuster (1949) sobre los taxones superiores, y artículos sobre las especies de Guyana (Mickel 1952), Panamá (Cambra y Quintero 1992) y Perú (Quintero y Cambra 1996). Se han publicado trabajos en *Dimorphomutilla* (Mickel 1938a), *Euspinolia* (Mickel 1938b), *Timulla* neotropicales (Mickel 1938c), *Hopломutilla* (Mickel 1939a), *Pappognatha* (Mickel 1939b), *Hoplocrates* (Mickel 1941), *Atillum* (Mickel 1943), *Cephalomutilla* (Mickel 1960), *Patquiatilla* (Casal 1962a), hembras de *Tallium* (Casal 1962b), *Leucospilomutilla* (Casal 1963a), machos de *Tallium* (Casal 1965), *Reedomutilla* y *Suarezitilla* (Casal 1968a) y *Ephuta* (Casal 1968b, 1969a, 1969b, 1970a).

Varios nuevos géneros esperan descripción, y cerca del 10% de las especies descritas son de atribuciones inciertas porque no han sido estudiadas desde su descripción original en géneros ahora conocidos como incorrectos. Dos especies de *Dasymutilla* (basadas en machos) y una de *Ephuta* (basada en un espécimen hembra) se han descrito del ámbar dominicano (Manley y Poinar 1991, 1999; Brothers 2003).

Biología y distribución

A pesar del tamaño del grupo, nuestro conocimiento de la biología básica de los mutílidos es muy limitada. Alrededor del mundo, menos de diez especies han sido estudiadas con algún detalle, y hay escasa información sobre otras 150 especies.

Recuentos generales de la biología de Mutillidae pueden ser encontrados en Mickel (1928), Clausen (1940b), Ferguson (1962), Brothers (1972, 1978, 1989), Yanega (1994), Brothers

et al. (2000), y Bayliss y Brothers (1996, 2001); los recuentos siguientes siguen principalmente esas fuentes y observaciones personales. Debido a sus colores conspicuos y la dolorosa picadura de las hembras, los mutílidos caracterizan el folklore de muchos pueblos, incluso en el Neotrópico (Lenko y Papavero 1979; Tschuch 2000).

Las larvas son ectoparasitoides solitarias de inmaduros terrestres encapsulados de otros insectos. El rango registrado de hospederos (de acuerdo con la disminución de la frecuencia) incluye larvas completamente alimentadas y pupas en celdas y/o capullos de una amplia variedad de abejas y avispa aculeadas; las pupas de moscas; las pupas de polillas (Limacodidae) dentro de los duros capullos; las pupas de los escarabajos cryptocefalinos (Chrysomelidae) en casos extremos; y las ootecas de cucarachas (Polyphagidae). Ya que dicha lista está basada en el conocimiento de los hospederos de sólo el 2% de las especies, debe ser tomada con cautela, pues el rango de hospederos potenciales es verdaderamente mayor; un requerimiento común parece ser que el estadio atacado debe estar cubierto por alguna clase de «envoltura» con paredes rígidas y este debe ser de un tamaño que permita el desarrollo completo de la larva. De lejos, todos los registros de hospederos para el Neotrópico son especies de avispa y abejas, principalmente solitarias aunque también atacan abejas eusociales halictinas (Brothers *et al.* 2000). Sabemos poco sobre el grado de especificidad del hospedero. Al menos algunas especies parecen ser específicas de la ubicación más que del hospedero, y esto puede ser una característica general.

Las hembras buscan los nidos o capullos de los hospederos y ovipositan directamente sobre el inmaduro, después de abrir con las mandíbulas la celda o el capullo; luego, la hembra resella el contenedor del hospedero. Al emerger, la larva muerde la cutícula del hospedero con sus filosas mandíbulas y se alimenta de su hemolinfa. El desarrollo es rápido; hay alrededor de 5 estadios larvales. La pupación sucede dentro de un capullo papiresco hilado dentro de la celda del hospedero. Generalmente solo un mutílido se desarrolla por individuo hospedero (u ooteca) y en casos de superparasitismo una larva mata a las otras.

Dependiendo de las especies, los mutílidos pueden ser diurnos o nocturnos (varios Sphaerophthalmini). Los machos adultos generalmente vuelan y se alimentan de néctar. Las hembras corren y pueden alimentarse de adultos o inmaduros del hospedero o sobre las celdas de polen-néctar de las abejas hospedero, además de la miel de los pulgones o exudados dulces de las plantas. Las hembras son también brillantemente marcadas y son conocidas por su dolorosa picadura, la cual utilizan principalmente como defensa contra depredadores más que para atacar a su hospedero; otros artrópodos —incluyendo arañas, escarabajos, y aun larvas de hormiga león— son aparentemente miméticas batesianas (o posiblemente müllerianas) de estas (Brach 1978; Nentwig

1985; Acorn 1988). Ambos sexos estridulan bajo estrés (por ejemplo cuando son capturadas) frotando el área media finamente estriada de la base del tercer tergito metasomal contra un pliegue transverso en la parte inferior del ápice del segundo tergito (Tschuch y Brothers 1999, 2000). El objeto de la estridulación no es claro, pero puede ser una defensa primaria contra los depredadores potenciales, que son sorprendidos, aunque hay indicios de que también puede funcionar en la comunicación sexual.

Aunque no se han identificado las feromonas sexuales, generalmente se asume su existencia en mutílidos, pues se han observado hembras vírgenes que atraen machos a cierta distancia. Los machos a menudo son más grandes que las hembras de la misma especie, aunque la diferencia puede ser insignificante, o algunas veces a la inversa. Donde los sexos no tienen tamaño muy diferente, la cópula generalmente toma lugar en el sustrato y dura sólo unos segundos. La diferenciación de tamaño (por ejemplo en especies de *Timulla* y *Ephuta*) permite que el macho transporte a la hembra durante o antes de la cópula. Como muchos himenópteros, las hembras de mutílidos aparentemente copulan una sola vez.

Los mutílidos parecen tener origen en el Hemisferio Norte, con dispersión hacia África y de ahí a Sudamérica (todos los géneros neotropicales son de taxones superiores relativamente derivados); casi todas las especies australianas parecen haberse originado después de la dispersión de Sudamérica a través de la Antártida (Brothers 1975).

Métodos de colecta

Los especímenes son principalmente colectados a mano, las hembras ápteras son colectadas individualmente (con gran

cuidado, pues las más grandes tienen una dolorosa picadura) y los machos alados con red. Los machos son fácilmente capturados usando trampa Malaise. Las hembras nocturnas pueden ser capturadas en trampas pitfall y los machos nocturnos usando trampas de luz.

Sobre una base cosmopolita, los mutílidos han sido comúnmente colectados en hábitat relativamente secos, como sabanas y semidesiertos; en las áreas donde estén sus hospederos más comunes (otros himenópteros aculeados), los mutílidos también tienden a estar en grandes cantidades. Sin embargo, su colecta se facilita en parte, ya que las hembras son ápteras y cuando deambulan por el suelo abierto o la arena son fácilmente visibles. En la maleza densa o en la hojarasca, en cambio, son muy difíciles de ver y su captura es casi imposible. Para prevenir que los ejemplares escapen en circunstancias como estas, se recomienda usar un frasco lavador para proyectar sobre varios de ellos un chorro de etanol.

El amplio uso de las trampas Malaise en variedad de hábitat en Costa Rica y en otros lugares, ha mostrado que los machos pueden ser bastante comunes en áreas previamente consideradas impropias para mutílidos, incluso bosques lluviosos de tierras bajas.

Importancia económica

Aparentemente, la familia no tiene importancia económica. Aunque unas pocas especies han sido encontradas parasitando pupas de la mosca tsetse (*Glossina*, portadora de la tripanosomiasis) en África, su baja fecundidad y dificultades en la cría, previenen su uso en los programas de control biológico (Heaversedge 1969).

Clave para las subfamilias, tribus y géneros neotropicales de Mutillidae

Esta clave ha sido modificada de Mickel (1952), Casal (1968), Brothers (1995), Quintero y Cambra (1996), e incorpora comentarios personales de Quintero y Cambra.

Aunque *Morsyma* (= *Caenotilla* Pitts y Manley; observación personal y Quintero y Cambra (2001)), no ha sido aún encontrada en el Neotrópico, esta puede encontrarse en esa Región y ha sido incluida en la presente clave. La ubicación de *Chaetotilla* es incierta y el holotipo de la única especie incluida no ha sido examinado, por lo que este género no está incluido en la clave.

Los machos son desconocidos en *Cephalomutilla*, *Gurisita*, *Mickelia*, *Ptilomutilla*, *Seabratilla* y *Tobantilla*; las hembras son desconocidas en *Allotilla* y *Ceratophotopsis* (las hembras de *Limaytilla* no han sido descritas pero se incluyen con base en especímenes asociados con machos).

Las hembras de *Anomophotopsis*, *Darditilla* y *Pseudomethoca* son difíciles de distinguir, y esos géneros tal vez puedan ser sinonimizados; se separan en la clave, pero los caracteres pueden no ser fiables.

- 1 Hembra; áptera, mesosoma con todos los componentes fusionados dorsalmente; metasoma con 6 tergos visibles (Figura 54.0) 2
- Macho; completamente alado (si muy raramente braquíptero o áptero, entonces los componentes del mesosoma son distinguibles dorsalmente); metasoma con 7 tergos visibles (Figura 54.1) 44
- 2(1) Ojos casi circulares, por lo general fuertemente proyectados (Figura 54.2), y a menudo con la superficie lisa (face-

tas virtualmente indistinguibles pero algunas veces evidentes); mesosoma en vista dorsal claramente más ancho hacia el mesotórax o pronoto y más estrecho posteriormente, márgenes laterales convexas o sinuadas (Figura 54.3) (rara vez el mesosoma más o menos rectangular con márgenes laterales solo débilmente sinuadas); carena mesopleural termina dorsalmente a cierta distancia posterior al espiráculo pronotal; segundo tergo metasomal con una línea de felpa lateral definida; Sphaerophthalminae: Sphaerophthalmini 3

- Ojos ovales, solo débilmente destacados y con la superficie claramente facetada (Figura 54.4); mesosoma en vista dorsal de lados paralelos o más anchos posteriormente, con márgenes laterales más o menos rectas o cóncavas, u ovals (uniformemente estrechas anterior y posteriormente, pero algunas veces no claramente estrechas anteriormente) (Figuras 54.5 y 54.6); carena mesopleural termina dorsalmente en el espiráculo pronotal o inmediatamente posterior a este, o ausente (al menos dorsalmente); segundo tergo metasomal con, o a menudo sin una línea de felpa lateral definida; Mutillinae 43

- 3(2) Antenas de 13 segmentos, tercer segmento cerca de 4 veces el largo del cuarto; cabeza transversa, notablemente más ancha que el mesosoma (Figura 54.7), con procesos posteroventrales conspicuos sobre la gena y/o margen de la fosa proboscidea 4
- Antenas de 12 segmentos, tercer segmento menor que 3 veces la longitud del cuarto; cabeza al menos no más ancha que el mesosoma (Figura 54.11), solo raramente con procesos posteroventrales conspicuos 5

- 4(3) Primer tergo metasomal unido uniformemente con el segundo, sin una cara dorsal horizontal definida; cabeza con un par de procesos posteroventrales, sobre las genas; metasterno con un proceso medial elongado prominente que cubre las bases de las coxas posteriores *Atillum*
- Primer tergo metasomal distinto del segundo, con las caras anterior y dorsal separadas por un débil pliegue (Figura 54.7); cabeza con dos pares de procesos posteroventrales, sobre las genas y margen de la fosa proboscidea; metasterno sin un proceso medio cubriendo la base de las coxas posteriores *Hoplocrates*

- 5(3) Mandíbulas uniformemente cubiertas con pubescencia densa, corta y reclinada, excepto el ápice glabro (Figura 54.8) *Pappognatha*
- Mandíbulas principalmente glabras, sedas dispersas y principalmente erectas 6

- 6(5) Segundo tergo metasomal con una banda transversa arqueada (completa o interrumpida medialmente) de una pubescencia densa, pálida y rizada; integumento con un

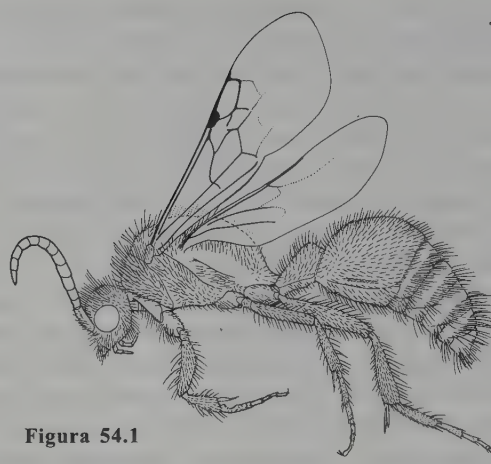


Figura 54.1

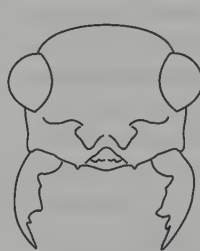


Figura 54.2



Figura 54.3

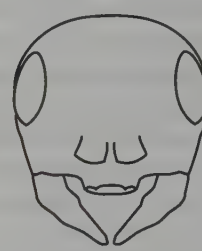


Figura 54.4



Figura 54.5



Figura 54.6



Figura 54.7

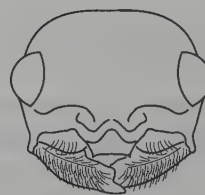


Figura 54.8

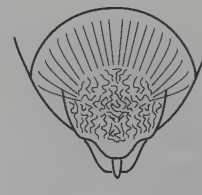


Figura 54.9

Figuras 54.1-54.9: 54.1 Vista lateral de *Dasymutilla* sp., ♂, tomada de Goulet y Huber 1993; 54.2 Vista frontal de la cabeza de *Lophomutilla* sp., ♀; 54.3 Vista dorsal del mesosoma de *Sphaerophthalma* sp. (Sphaerophthalminae), ♀, modificada de Brothers 1975; 54.4 Vista frontal de la cabeza de *Timulla* sp. (Mutillinae), ♀; 54.5 Vista dorsal del mesosoma de *Timulla* sp. (Mutillinae), ♀, modificada de Cambra y Quintero 1992; 54.6 Vista dorsal del mesosoma de *Ephuta* sp. (Mutillinae), ♀, modificada de Brothers 1975; 54.7 Vista dorsal de *Hoplocrates armata*, ♀, modificada de Quintero y Cambra 1996a; 54.8 Vista frontal de la cabeza de *Pappognatha* sp., ♀; 54.9 Área pigidia definida de *Dasymutilla* sp., ♀.

ligero pliegue en la margen anterior de la banda (raramente solo con una mancha oval de pubescencia pálida a cada lado); cabeza casi rectangular, transversa, mucho más ancha que el mesosoma, sin carena genal; mesosoma con los lados del propodeo paralelos, mucho más estrechos que el mesonoto; cuerpo con pubescencia dispersa

..... *Dimorphomutilla*

- Segundo tergo metasomal sin una banda densa y arqueada de pubescencia pálida y rizada; cabeza variada, pero si es más ancha que el mesosoma, presenta una carena genal yó con los lados del propodeo no paralelos yó densamente pubescentes 7

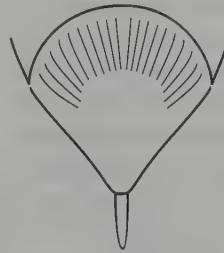


Figura 54.10



Figura 54.11

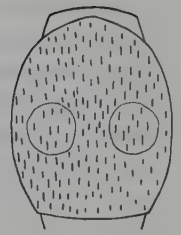


Figura 54.12

- 7(6) Último tergo metasomal con un área pigidal medioapicalmente aplanada, delimitada por unas carenas laterales definidas y con la superficie usualmente esculpida (Figura 54.9) (algunas veces el área pigidal es pequeña, parcialmente oculta por una pubescencia, corta y transversa, o un poco convexa con la margen lateral pobremente definida, pero no obstante no unida con el resto de tergo) 8
- Último tergo metasomal sin área pigidal definida, región medioapical convexa y a menudo lisa, unida con el resto del tergo (Figura 54.10) 30



Figura 54.13



Figura 54.14



Figura 54.15

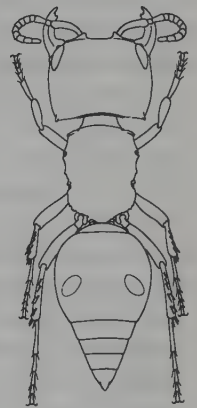


Figura 54.16

- 8(7) Margen posterodorsal del propodeo con una hilera transversa de 6 o más dientes distinguibles o espinas horizontales (Figura 54.11) 9
- Margen posterodorsal del propodeo redondeada o un poco abrupta, sin una hilera transversa de dientes distinguibles o espinas aunque algunas veces con tubérculos irregulares 10

- 9(8) Margen posterodorsal del propodeo con unos pocos dientes triangulares, anchos y robustos; ángulo humeral romo; segundo esterno metasomal con línea lateral de felpa

..... *Patquiutilla*

- Margen posterodorsal del propodeo con varias espinas delgadas (Figura 54.11); ángulo humeral agudo; segundo esterno metasomal sin línea de felpa *Lynchiutilla*



Figura 54.17



Figura 54.18



Figura 54.19

- 10(8) Segundo tergo metasomal con prominentes hileras de carenas longitudinales interrumpidas (Figura 54.12); tarsómeros apicales usualmente con proyecciones lameladas por debajo de la base de las garras (Figura 54.13); primer tergo metasomal ancho y disciforme, con caras dorsal y anterior definidas *Hoplomutilla* (en parte)
- Segundo tergo metasomal usualmente sin carenas longitudinales (raramente con carenas cortas inconspicuas); tarsómeros apicales usualmente simples, sin lamelas proyectadas sobre las bases de las garras (Figura 54.14); primer segmento metasomal sésil, unido al segundo, o peciolado y constreñido posteriormente, por lo general sin caras dorsal y anterior distinguibles 11

Figuras 54.10-54.19: 54.10 Área pigidal no definida, ♀; 54.11 Vista dorsal de *Lynchiutilla* sp., ♀, modificada de Casal 1963a; 54.12 Vista dorsal del metasoma de *Hoplomutilla* sp., ♀; 54.13 Tarsómero apical de *Hoplomutilla* sp.; 54.14 Tarsómero apical simple; 54.15 Vista dorsal de *Traumatomutilla guayaca*, ♀, modificada de Casal 1969c; 54.16 Vista dorsal de *Pseudomethoca hesperus*, ♀, modificada de Brothers 1982; 54.17 Palpo labial de *Suareztilla* sp., modificado de Casal 1968; 54.18 Palpo labial de *Reedomutilla* sp., modificada de Casal 1968; 54.19 Vista lateral de la cabeza de *Hoplognathoca guatemalteca*, ♀, modificada de Suarez 1962.

11(10) Mesosoma casi rectangular, margen lateral muy débilmente sinuado; propodeo de lados paralelos, transversos, disco y declive separados y en ángulos rectos **12**

- Mesosoma no rectangular, margen lateral claramente sinuado, lados del propodeo no paralelos, estrechos o ensanchados detrás del espiráculo propodeal, disco usualmente unido con el declive **13**

12(11) Coloración pardusca opaca, sin patrones de pubescencia brillante; cabeza oval, más estrecha que el mesosoma, sin ningún diente por debajo del tubérculo antenal; carena genal ausente; flagelómeros antenales cilíndricos **Photomorphus**

- Coloración principalmente negra, con patrones de pubescencia brillante; cabeza transversalmente rectangular, mucho más ancha que el mesosoma, con un fuerte y agudo diente a cada lado por debajo del tubérculo antenal; carena genal presente; flagelómeros antenales aplanados **Mickelia**

13(11) Una pubescencia plumosa, al menos en las franjas metasomales y/o sobre el primer tergo metasomal, algunas veces parcialmente oculto por una cubierta de pubescencia simple y/o limitada a lo ancho; coloración usualmente pardusca, sin manchas brillantes definidas **14**

- Pubescencia aparente o enteramente simple; coloración variable pero al menos con manchas o patrones brillantes definidos **18**

14(13) Dorso del mesosoma con al menos 2 pliegues irregulares, transversos y anteriormente convexos sobre la mitad posterior, sin escama escudelar, y con una fina carena curva delimitando la margen posterior del pronoto (algunas veces escasamente discernible) **Morsyma**

- Dorso del mesosoma sin pliegues transversos sobre la mitad posterior, algunas veces con una escama escudelar, sin (raramente con) una carena delimitando la margen posterior del pronoto **15**

15(14) Mesosoma (incluyendo la pleura) entera, densa y profundamente puntuado; parche de sedas plumosas sobre la margen posterolateral del propodeo; segundo tergo metasomal con una mancha anteromedial de sedas plumosas pálidas **Ptilomutilla**

- Pleura mesosomal al menos en parte lisa y brillante, esculpida en el dorso de forma diferente; sin un parche distintivo de sedas plumosas sobre la margen posterolateral del propodeo; segundo tergo metasomal sin una mancha anteromedial de sedas plumosas pálidas **16**

16(15) Tubérculo antenal sin proyección lamelada sobre la superficie anteromedial **Sphaerophthalma** (en parte)

- Tubérculo antenal con una proyección lamelada definida



Figura 54.20



Figura 54.22

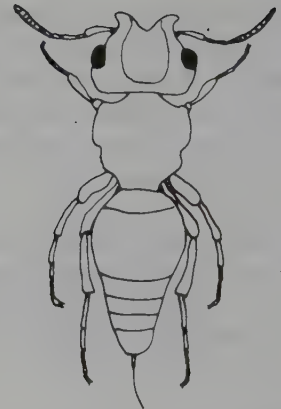


Figura 54.21



Figura 54.23



Figura 54.24



Figura 54.25



Figura 54.26



Figura 54.27

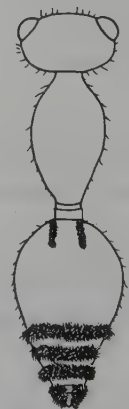


Figura 54.28

Figuras 54.20-54.28: 54.20 Vista dorsal lateral de la mandíbula de *Hoplognathoca croesus*, ♀, modificada de Suarez 1962; 54.21 Vista dorsal de *Horcomutilla maracayi*, ♀, modificada de Fritz y Martínez 1993; 54.22 Vista frontal de la cabeza de *Seabratilla baleia*, ♀, modificada de Casal 1963b; 54.23 Vista dorsal de *Pertyella lenti*, ♀, modificada de Casal 1964; 54.24 Vista dorsal de *Lophomutilla caribe*, ♀, modificada de Casal 1963c; 54.25 Vista dorsal de la mandíbula de *Pertyella*, ♀, modificada de Quintero y Cambra 1996; 54.26 Vista dorsal de *Lophostigma grisselli*, modificada Cambra y Quintero 1996; 54.27 Vista dorsal de *Timulla* sp., modificada de Manley y Pitts 2002; 54.28 Vista dorsal de *Ephuta* sp., modificada de Manley y Pitts 2002.

- sobre la superficie anteromedial 17
- 17(16)** Mandíbula con la superficie anterodorsal lisa, margen posteroventral con un pequeño diente romo cerca de la base *Limaytilla*
- Mandíbula con un tubérculo distintivo sobre la superficie anterodorsal cerca de la base, margen posteroventral lisa *Scaptodactyla*
- 18(13)** Mesosoma con 4 o 5 dientes conspicuos y robustos a lo largo de la margen dorsolateral, en el ángulo humeral, en la extremidad posterior del pronoto, en la mitad del mesonoto, en el espiráculo propodeal y usualmente en la extremidad posterodorsal del propodeo; ápice del hipopigio con cuatro pequeños dientes agudos; coloración negra, con marcadas bandas blancas, banda longitudinal medial sobre el segundo tergo metasomal apicalmente horquillado *Leucospilomutilla*
- Mesosoma sin esos dientes a lo largo de la margen dorsolateral (si hay dientes presentes entonces dispuestos de otra forma y/o no son robustos); ápice del hipopigio con dos dientes agudos pequeños o sin ellos; coloración usualmente no sólo negra y blanca (si es así, entonces no hay una banda medial blanca, apicalmente horquillada sobre el segundo tergo metasomal) 19
- 19(18)** Primer tergo metasomal ligeramente constreñido posteriormente, por lo general claramente peciolado y/o débilmente nodoso, bien diferenciado del segundo (Figura 54.15); mesosoma con márgenes dorsolaterales por lo general redondeadas, algunas veces carenadas o dentadas; margen lateral del propodeo usualmente redondeada algunas veces con un pliegue subapical 20
- Primer tergo no constreñido posteriormente, sésil y casi unido con el segundo (Figura 54.16); mesosoma con márgenes dorsolaterales usualmente carenadas o dentadas; margen lateral del propodeo a menudo carenado y/o dentado 24
- 20(19)** Mesosoma ásperamente reticulado en el dorso, por lo general con pubescencia dispersa y reticulaciones obvias; tamaño pequeño, hasta 5 mm de longitud (carena genal bien desarrollada; escama escudelar prominente, con una carena transversa definida separando la cara dorsal y posterior del propodeo de cada lado) ... *Tobantilla*
- Mesosoma puntuado dorsalmente, algunas veces con densa pubescencia reclinada ocultando la puntuación; tamaño moderado a grande, más de 6 mm de longitud (carena genal presente o ausente; escama escudelar y carena transversa algunas veces presente) 21
- 21(20)** Pleura mesosomal, incluyendo propodeo, enteramente cubierta con densas sedas blancas y reclinadas, integumento escasamente visible; metasoma con fuertes patrones negros y blancos, nunca con componentes amarillos a rojos *Reedomutilla*
- Pleura mesosomal sin densas sedas blancas reclinadas (si presentes entonces están como máximo en 2/3

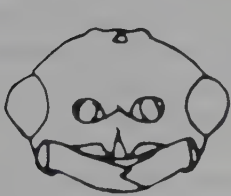


Figura 54.29



Figura 54.30

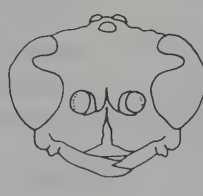


Figura 54.31



Figura 54.32



Figura 54.33

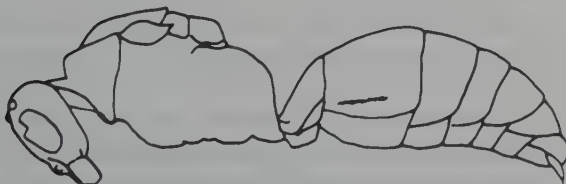


Figura 54.34

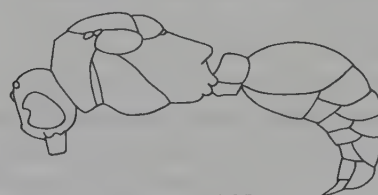


Figura 54.35

Figuras 54.29-54.35: 54.29 Vista frontal de la cabeza de *Xystromutilla* sp. (Sphaerophthalminae), ♂, modificada de Cambra y Quintero 1992; 54.30 Vista dorsal de la tégula izquierda de Sphaerophthalminae, ♂, modificada de Brothers 1975; 54.31 Vista frontal de la cabeza de *Ephuta* sp. (Mutillinae), ♂, modificada de Cambra y Quintero 1992; 54.32 Vista dorsal de la tégula izquierda de *Timulla* sp., ♂, modificada de Brothers 1975; 54.33 Vista dorsal de la tégula izquierda de *Ephuta* sp., ♂, modificada de Brothers 1975; 54.34 Vista lateral de *Timulla dubitata*, ♂, modificada de Manley y Pitts 2002; 54.35 Vista lateral de *Ephuta stenognatha*, ♂, modificada de Manley y Pitts 2002.

- ventrales), área dorsal y/o lados del propodeo glabros, con sedas dispersas o coloreadas de otra forma; patrones metasomales usualmente con componentes amarillos a rojos (muy raramente solo negros o solo negros y blancos) **22**
- 22(21)** Palpo labial con el segundo segmento mesalmente expandido, al menos el doble de ancho que largo (Figura 54.17); placa pigidial con diente pequeño, agudo y discreto, subapicalmente a cada lado *Suarezitilla*
- Palpo labial con el segundo segmento no modificado, al menos tan largo como ancho (Figura 54.18); placa pigidial sin un pequeño diente agudo subapical a cada lado ... **23**
- 23(22)** Cabeza grande, hinchada posterolateralmente detrás de los ojos, claramente más ancha que el mesosoma; segundo tergo metasomal con grandes manchas integumentales pareadas, de bordes marcados, redondeadas, rojas a amarillas, glabras y lisas, excepto por sedas pálidas erectas y dispersas, manchas raramente confluentes *Cephalomutilla*
- Cabeza usualmente pequeña, no hinchada posterolateralmente detrás del ojo, más estrecha que el mesosoma; segundo tergo metasomal con o sin manchas integumentales de bordes marcados (si la cabeza es más ancha que el mesosoma, entonces el segundo tergo sin las manchas integumentales de bordes marcados, aunque a veces presentes parches integumentales irregulares más pálidos con sedas erectas y reclinadas) *Dasymutilla* / *Traumatomutilla*
- 24(19)** Cabeza sin carena genal aunque raramente con angulación irregular a manera de pliegue (si es así, entonces el pigidio es granuloso y el segundo tergo metasomal con una banda media longitudinal de sedas blancas); mandíbula edentada apicalmente o con una muy pequeña angulación interna **25**
- Cabeza con carena genal, aunque algunas veces débil (si es así, entonces el pigidio no es granuloso y el segundo tergo metasomal sin una banda media longitudinal de sedas blancas); mandíbula edentada, bidentada o tridentada apicalmente **26**
- 25(24)** Mandíbula simple ventralmente, margen uniformemente sinuada; pigidio en su totalidad finamente granuloso; cabeza usualmente más ancha que el mesosoma ... *Euspinolia*
- Mandíbula usualmente con un diente ventral definido cerca de la base (algunas veces sin este); pigidio longitudinalmente estriado, algunas veces también granuloso apicalmente; cabeza no más ancha que el mesosoma *Tallium*
- 26(24)** Cabeza con una gran proyección cónica ventral entre el final anterior de la carena genal y la fosa hipostomal (Figura 54.19), la proyección más del triple de larga que el espacio malar; mandíbula con un prominente proceso laminado, ventralmente en la base (Figura 54.20) (raramente reducido a una expansión ancha y curva de la margen basal) *Hoplognathoca*
- Cabeza sin una proyección anterior ventral cerca de la fosa hipostomal (la carena genal algunas veces expandida como un diente aplanado posterior o anteriormente, pero entonces el diente usualmente más corto que el espacio malar) **27**
- 27(26)** Cabeza con frente hinchada por debajo de la base antenal (Figura 54.21), formando un prominente pliegue o protuberancia transversa saliente encima de la base antenal y ocultándola en vista dorsal; mandíbula apicalmente edentada y con un diente muy largo, agudo y arqueado en la mitad de toda la margen interna *Horcomutilla*
- Cabeza con la frente simplemente convexa, la base antenal en vista dorsal no o escasamente oculta, aunque la carena escrobal está algunas veces expandida medialmente como un diente que se fusiona con el tubérculo antenal; mandíbula apicalmente edentada, bidentada o tridentada, usualmente sin un diente en la mitad de toda la margen interna (si está presente entonces es romo) **28**
- 28(27)** Toda el área pigidial, fina y densamente granulosa (algunas veces en parte débilmente rugosa); mandíbula apicalmente edentada o con una angulación interna rectangular muy pequeña cerca del ápice *Darditilla*
- Área pigidial irregularmente rugosa, algunas veces lisa (nunca granulosa en su mayoría); mandíbula apicalmente bidentada o tridentada (raramente edentada o con una pequeña angulación interna cerca del ápice) **29**
- 29(28)** Área pigidial enteramente lisa; mandíbula con un diente romo sobre la margen interna a 1/3 de distancia de la base y un pequeño diente preapical sobre la margen dorsal; ángulo humeral denticulado *Anomophotopsis*
- Área pigidial esculpida, algunas veces lisa en el ápice; mandíbula usualmente diferente; ángulo humeral a menudo redondeado, algunas veces agudo *Pseudomethoca*
- 30(7)** Ápice de los tarsos proyectados por debajo de la base de las garras, formando una placa lamelada con el ápice emarginado o recto (Figura 54.13); primer tergo metasomal corto y disciforme, transverso con caras anterior y dorsal definidas, casi tan ancho como la base del segundo tergo; tamaño grande, mayores a 12 mm de longitud ... *Hoplomutilla* (en parte)
- Ápice de los tarsos no proyectado por debajo de la base de las garras, usualmente con el ápice convexo (Figura

- 54.14); primer tergo metasomal peciolado o sésil, por lo general no fuertemente transverso, si tiene las caras anterior y dorsal distinguibles entonces es claramente más estrecho que la base del segundo tergo; tamaño pequeño a mediano, usualmente menos de 12 mm de longitud ... 31
- 31(30) Dorso del mesosoma fuertemente convexo, con una carena transversa definida a lo largo de la margen posterior del pronoto; cuerpo con puntuaciones dispersas, principalmente liso y brillante *Neomutilla*
- Dorso del mesosoma aplanado o débilmente convexo, sin carena a lo largo de la margen posterior del pronoto; cuerpo principalmente con puntuaciones de moderadas a densas 32
- 32(31) Mesosoma piriforme o casi rectangular, con margen dorsolateral redondeada; margen lateral del propodeo redondeada; carena genal usualmente ausente (rara vez presente pero ligera); metasoma algunas veces con sedas plumosas 33
- Mesosoma subpiriforme o en forma de violín, fuertemente constreñido en los espiráculos propodeales, con una margen dorsolateral aguda; margen lateral del propodeo carenada, a menudo con dientes conspicuos o espinas; carena genal presente, usualmente conspicua; metasoma con solo sedas simples 37
- 33(32) Primer tergo metasomal ancho y sésil, casi tan ancho como el segundo, el segundo tergo metasomal apicalmente unido al primero; mesosoma casi rectangular, no más estrecho posteriormente que anteriormente 34
- Primer tergo metasomal estrecho y peciolado, nodoso o disciforme, distinto de y más estrecho que el segundo; mesosoma claramente más estrecho posteriormente que anteriormente 35
- 34(33) Mandíbula bidentada apicalmente; cabeza y mesosoma densamente puntuados *Protophotosis*
- Mandíbula edentada apicalmente; cabeza y mesosoma reticulados *Nanotopsis*
- 35(33) Pleura mesosomal con regiones lisas y cóncavas; pubescencia simple; carena genal presente; cabeza y mesosoma ásperamente reticulados en el dorso; tamaño pequeño, menor a 5 mm de longitud *Lomachaeta*
- Toda la pleura mesosomal densamente puntuada; cierta pubescencia conspicuamente plumosa; carena genal ausente; cabeza y mesosoma densamente puntuados dorsalmente; tamaño moderado, mayores a 6 mm de longitud 36
- 36(35) Cabeza densamente cubierta con corta pubescencia de mechones plumosos; primer tergo metasomal claramente subgloboso posteriormente *Xystromutilla*
- Cabeza sin pubescencia plumosa; primer tergo metasomal posteriormente corto y transverso *Sphaerophthalma* (en parte)
- 37(32) Mesosoma claramente más ancho en el ángulo humeral del pronoto, ángulo humeral proyectado como un diente horizontal posteriormente dirigido a manera de garfio o gancho; cabeza ampliamente deprimida medialmente por debajo de las bases antenales *Gurisita*
- Mesosoma claramente más ancho en el mesonoto o en la margen posterior del pronoto, ángulo humeral redondeado o agudo; cabeza convexa o estrecha longitudinalmente deprimida por debajo de las bases antenales 38
- 38(37) Carena genal anteriormente proyectada como una expansión lamelada conspicua de base ancha, con el ápice puntiagudo ligeramente dirigido hacia la parte posterior en vista lateral y continuo con la región anterior de la carena hipostomal; región hipostomal anterior a la fosa proboscical extendida casi hasta la línea media, clípeo formando un estrecho proceso romo medialmente; coxa posterior con un pequeño diente agudo apicalmente sobre la margen interna *Vianatilla*
- Carena genal anteriormente, como máximo, con una expansión aguda muy pequeña, dirigida ventralmente, separada de la carena hipostomal, aunque la carena genal algunas veces conectada a la carena hipostomal por un pliegue transverso; la región hipostomal no se extiende hacia la parte anterior de la fosa proboscical y forma sólo un puente lateral; clípeo ancho medialmente; coxa posterior sin diente apical 39
- 39(38) Cabeza con carena escrobal conspicua, expandida medialmente como un tubérculo cónico por debajo del tubérculo antenal y claramente separado de este (Figura 54.22) *Seabratilla*
- Cabeza con carena escrobal distinta o inconspicua, medialmente continua con el tubérculo antenal, sin un diente o tubérculo prominente 40
- 40(39) Cabeza subcuadrada, de lados paralelos detrás de los ojos, más ancha que el mesosoma (Figura 54.23); carena genal extendida por encima del vértice (con una curva rectangular posteriormente definida en vista lateral) 41
- Cabeza redondeada o con los lados convergiendo posteriormente a los ojos (Figura 54.24), por lo general no más ancha que el mesosoma; carena genal no extendida sobre el vértice (posteriormente recta o con sólo un ligera curva dorsal) 42
- 41(40) Mandíbula con los 2/3 proximales anchos y el tercio distal abruptamente estrecho, formando un conspicuo diente sobre la margen interna, ápice estrecho con un dien-

- te subapical (Figura 54.25); clipeo sin un diente agudo definido (aunque algunas veces con un tubérculo) sobre la margen anterior, lateral a la inserción antenal *Pertyella*
- Mandíbula delgada, con un diente obtuso definido sobre la margen interna cerca de la base; clipeo con un diente agudo definido sobre la margen anterior, lateral a la inserción antenal *Calomutilla*
- 42(40)** Mandíbula tridentada apicalmente, dientes apical e interno grandes, el diente medio pequeño (Figura 54.2); primer segmento metasomal campanulado o débilmente nodoso (Figura 54.24) *Lophomutilla*
- Mandíbula edentada apicalmente; primer segmento metasomal disciforme, tergo con caras anterior y dorsal distintas (Figura 54.26) *Lophostigma*
- 43(2)** Primer segmento metasomal sésil a débilmente campanulado y más o menos un poco ensanchado de frente hacia atrás, casi tan ancho posteriormente como el segundo segmento; segundo tergo metasomal con línea de felpa lateral; mesosoma tan ancho como la cabeza y metasoma, casi rectangular desde abajo y con la región pleural lisa (Figura 54.27) (Mutillini: Smicromyrmina) *Timulla*
- Primer segmento metasomal predominantemente cilíndrico, mucho más estrecho posteriormente que el segundo segmento metasomal; segundo tergo metasomal sin línea de felpa; mesosoma más estrecho que la cabeza y el metasoma, estrechamente oval y un poco redondeado anterior y posteriormente (algunas veces no estrecho anteriormente), con las regiones pleurales densa y fuertemente puntuadas (Figura 54.28) (Ephutini) *Ephuta s.l.*
- 44(1)** Ojo casi circular, por lo general fuertemente proyectado y a menudo con la superficie lisa (las facetas son virtualmente indistinguibles), con la margen interna convexa o débilmente sinuada (Figura 54.29); tégula casi circular, convexa y terminando al nivel de la articulación transcudal (Figura 54.30); pterostigma bien esclerotizado y definido (raramente con esclerotización reducida pero no semejando una celda) (Sphaerophthalminae: Sphaerophthalmini) **45**
- Ojo oval, sólo débilmente protruido y con la superficie distintivamente facetada, con la margen interna profunda y abruptamente muescada (Figura 54.31); tégula elongada, terminando posterior al nivel de la articulación transcudal, claramente reflejada posteriormente (Figura 54.32) o con un ángulo longitudinal anterior definido (Figura 54.33); pterostigma no esclerotizado y con forma de celda, o ausente (Mutillinae) **85**
- 45(44)** Ápteros o braquípteros **46**
- Alas bien desarrolladas **47**
- 46(45)** Primer segmento metasomal elongado y peciolado, no unido con el segundo tergo *Sphaerophthalma* (en parte)
- Primer segmento metasomal corto y sésil, casi unido con el segundo *Morsyma*
- 47(45)** Mesosterno con proceso plegado transversalmente a cada lado (separado del pliegue o tubérculo a menudo presente justo anterior a la coxa media); notaulo presente; mandíbula ventralmente con un diente fuerte o angulación basal; segundo esterno metasomal con una línea de felpa lateral elongada *Photomorphus*
- Mesosterno simple, sin procesos plegados; notaulo ausente o presente; mandíbula ventralmente con o sin un diente fuerte o angulación basal; segundo esterno metasomal usualmente sin línea de felpa, pero algunas especies pueden presentarla **48**
- 48(47)** Pubescencia plumosa presente, especialmente en las franjas metasomales (algunas veces es difícil de distinguir o está reducida a unas pocas sedas plumosas cerca de la mitad de la franja del segundo tergo metasomal) **49**
- Sin pubescencia plumosa distinguible **54**
- 49(48)** Clipeo anteriormente proyectado como una placa nasutiforme convexa que cubre los ápices de las mandíbulas cerradas; notaulo ausente; segundo esterno metasomal sin línea de felpa; pterostigma pequeño, tan ancho como largo *Anomophotopsis*
- Clipeo no cubre los ápices de las mandíbulas cerradas; notaulo presente (algunas veces incompleto); segundo esterno metasomal con línea de felpa lateral (algunas veces reducida a un corto e inconspicuo mechón, raramente ausente); pterostigma grande, mucho más largo que ancho **50**
- 50(49)** Clipeo con un mechón medial de sedas fuertes, adherentes y erectas, formando un cuerno conspicuo debilmente curvo hacia abajo; hipopigio con una quilla medial longitudinal fuerte, cóncavo lateralmente *Ceratophotopsis*
- Clipeo sin el mechón medial de sedas erectas; hipopigio aplanado o regularmente cóncavo **51**
- 51(50)** Alas entera o en su mayoría profundamente infuscadas, en su mayoría sólo hialinas en el ápice; ocelos pequeños, distancia ocelocular cerca de 6 veces el diámetro de un ocelo *Xystromutilla*
- Alas hialinas; ocelos grandes, distancia ocelocular no más del triple del diámetro de un ocelo **52**
- 52(51)** Tubérculo antenal simple, redondeado lisamente, sin protuberancia lamelada sobre la margen mesal *Sphaerophthalma* (en parte)

- Tubérculo antenal con protuberancia lamelada sobre la margen mesal (algunas veces ligera y pareciendo medioapicalmente el ápice liso de un tubérculo hinchado o un pliegue arqueado o en forma de U en vista anterior) 53
- 53(52)** Clípeo con la margen anterior transversa y bidentada; mandíbula con un diente fuerte y agudo, posteroventral, cerca de la base; segundo esterno metasomal con línea de felpa lateral; margen apical del hipopigio con una muesca medial definida *Limaytilla*
- Clípeo con la margen anterior proyectada y redondeada o aguda medialmente; mandíbula sin un diente posteroventral; segundo esterno metasomal sin línea de felpa; margen apical del hipopigio entero *Scaptodactyla*
- 54(48)** Ocelos grandes, distancia ocelocular no más del triple del diámetro de un ocelo; color a menudo café; usualmente nocturnos 55
- Ocelos pequeños, distancia ocelocular más de 5 veces el diámetro de un ocelo; color variado, usualmente no café; diurnos 56
- 55(54)** Primer segmento metasomal peciolado, no unido con el segundo tergo; mandíbula usualmente con un diente basal ventral fuerte (si es lisa ventralmente entonces es tridentada apicalmente); propodeo ásperamente reticulado o punteado *Sphaerophthalma* (en parte)
- Primer segmento metasomal sésil, un poco unido con el segundo tergo; mandíbula lisa ventralmente, sin diente basal, bidentada apicalmente; propodeo liso, con cinco grandes campos encerrados por pliegues *Patquiatilla*
- 56(54)** Mandíbula regularmente cubierta con pubescencia densa, inclinada y corta, excepto por el ápice glabro *Pappognatha*
- Mandíbula principalmente glabra, sedas en su mayoría dispersas y más o menos erectas 57
- 57(56)** Carena genal presente, aunque algunas veces indistinguible 58
- Carena genal ausente, aunque algunas veces con una angulación longitudinal irregular 60
- 58(57)** Margen posterior del hipopigio bidentado; cabeza redondeada, pequeña, no más ancha que el mesosoma, sin procesos ventrales; tergos metasomales con una hilera de sedas apicales fuertes dirigidas medialmente; pequeños, menos de 6 mm de longitud *Lomachaeta*
- Margen posterior del hipopigio simple, sin dientes; cabeza cuadrada, grande, claramente más ancha que el mesosoma, con procesos ventrales; tergos metasomales sin sedas apicales fuertes; grandes, mayores a 9 mm de longitud 59
- 59(58)** Primer tergo metasomal unido regularmente con el segundo, sin la cara dorsal horizontal distinguible; cabeza con un par de procesos posteroventrales, sobre las genas; metasterno con un prominente proceso medial elongado, cubriendo las bases de las coxas posteriores *Atillum*
- Primer tergo metasomal diferente del segundo, con las caras dorsal y anterior separadas por un pliegue débil; cabeza con dos pares de procesos posteroventrales, sobre las genas y la margen de la fosa proboscidea; metasterno sin proceso medial cubriendo las bases de las coxas posteriores *Hoplocrates*
- 60(57)** Todo el cuerpo principalmente liso y brillante, muy dispersamente puntuado, con unas pocas sedas dispersas y erectas; tubérculos antenales conectados por un corto pliegue transverso; notaulo distinguible y completo *Neomutilla*
- Cuerpo en su mayoría fuertemente esculpido, por lo general densamente puntuado, cubierto con sedas erectas y reclinadas; tubérculos antenales sin un pliegue basal conectante; notaulo usualmente ausente, incompleto u oculto por pubescencia 61
- 61(60)** Primer tergo metasomal peciolado a nodoso, estrechado posteriormente tanto lateral como dorsalmente, claramente diferenciado y más estrecho que la base del segundo tergo, no transverso (segundo esterno metasomal usualmente sin línea de felpa) 62
- Primer tergo metasomal sésil (aunque algunas veces elongado o débilmente campanulado), no claramente estrechado lateralmente, por lo general no claramente diferenciado ni mucho más estrecho que la base del segundo tergo (si está diferenciado entonces es mucho más corto que el segundo tergo y transverso, y el segundo esterno metasomal a menudo con una corta línea de felpa lateral) 73
- 62(61)** Tergo apical con un área pigidial aplanada definida, delimitada por carenas laterales (algunas veces casi indistinguibles) al menos apicalmente, superficie usualmente rugosa o estriada, diferente del resto del tergo, margen apical a menudo recurva; segundo esterno metasomal a menudo con un orificio o surco lleno de sedas densas (área pigidial raramente lisa y escasamente carenada en su parte lateral, pero entonces el segundo esterno metasomal usualmente con un pequeño orificio o surco antero-medial lleno de sedas) 63
- Tergo apical sin el área pigidial distinguible, sin carenas laterales, superficie usualmente lisa o pubescente, no fuertemente diferenciada del resto del tergo, margen apical no recurva; segundo esterno metasomal sin el orificio medial lleno de sedas 66

- 63(62)** Mandíbula con un diente rectangular definido sobre la margen ventral a 1/3 de la base (raramente sin el diente); primer segmento metasomal ancho y transversal apicalmente, no más estrecho que el segundo tergo; segundo esterno metasomal usualmente con una pequeña línea de felpa lateral (algunas veces ausente) ... *Tallium* (en parte)
- Mandíbula sin el diente rectangular sobre la margen ventral; primer segmento metasomal no transversal apicalmente, más estrecho que el segundo tergo; segundo esterno metasomal sin línea de felpa **64**
- 64(63)** Axila del mesonoto suavemente redondeada, no expandida; primer segmento metasomal escasamente constreñido apicalmente, no nodoso; segundo esterno metasomal sin un orificio medial lleno de sedas *Pseudomethoca* (en parte)
- Axila del mesonoto expandida posterolateralmente como una prominente protuberancia aguda o rectangular; primer segmento metasomal fuertemente constreñido en el ápice, un tanto nodoso; segundo esterno metasomal usualmente con un orificio medial lleno de sedas (algunas veces sin este) **65**
- 65(64)** Mesoscutelo con el área media fuertemente convexa (rara vez ligeramente convexa), no formando un plano continuo con el metanoto; hipopigio por lo general claramente elongado, a menudo convexo o parcialmente cóncavo, margen apical con una protuberancia medial; segundo esterno metasomal usualmente con un orificio anteromedial lleno de sedas *Dasymutilla*/*Traumatomutilla*
- Mesoscutelo con el área media aplanada o débilmente cóncava, formando un solo plano con el área media del metanoto y casi en ángulo recto con el mesoscuto; hipopigio subtrapezoidal, escasamente más largo que ancho, aplanado y no modificado; segundo esterno metasomal sin un orificio lleno de sedas *Leucopilomutilla*
- 66(62)** Primer segmento metasomal elongado, tan largo como el segundo (algunas veces un poco más corto); segundo esterno metasomal con una línea de felpa lateral bien desarrollada **67**
- Primer segmento metasomal corto, menos de 2/3 del largo del segundo; segundo esterno metasomal sin línea de felpa **69**
- 67(66)** Notaulo presente; primer tergo metasomal con la región posterior no transversal, claramente más estrecha que la base del segundo tergo *Sphaerophthalma* (en parte)
- Notaulo ausente; primer tergo metasomal con la región posterior transversal, casi tan ancha como la base del segundo tergo **68**
- 68(67)** Segunda celda submarginal muy reducida, subovalada; mitad basal del segundo tergo metasomal por lo general con estrías finas longitudinalmente (algunas veces no); pronoto en vista dorsal convexo anteromedialmente; tamaño diminuto, menores de 4 mm de longitud *Nanotopsis*
- Segunda celda submarginal normal, pentagonal; mitad basal del segundo tergo metasomal punteada; pronoto en vista dorsal débilmente cóncavo en su parte anteromedial; tamaño moderado, mayores de 5 mm de longitud *Protophotopsis*
- 69(66)** Mandíbula apicalmente oblicua, tridentada; cabeza negruzca con una pequeña mancha naranja-rojo sobre el vértice detrás de los ocelos; parámero genital fuertemente recurvo apicalmente, ápice apuntando anterodorsalmente **70**
- Mandíbula apicalmente edentada, bidentada o tridentada; cabeza sin la pequeña mancha naranja-rojo sobre el vértice; parámero genital escasamente o no recurvo apicalmente **71**
- 70(69)** Palpo labial con el segundo segmento expandido mesalmente, al menos el doble de ancho que de largo; metasterno con un pliegue transversomedial corto y romo, anterior a las metacoxas *Suarezilla*
- Palpo labial con el segundo segmento no modificado, tan largo como ancho; metasterno con un proceso puntiagudo corto, anterior a las metacoxas *Reedomutilla*
- 71(69)** Pronoto con el área humeral redondeada, algunas veces débilmente aguda; mandíbula apical y claramente bidentada o tridentada; clipeo, en general, no protuberante medialmente por debajo de la concavidad marginal *Pseudomethoca* (en parte)
- Pronoto con el área humeral fuertemente dentada (rara vez débilmente dentada); mandíbula apicalmente edentada (rara vez débilmente bidentada); clipeo medialmente protuberante por debajo de la concavidad marginal sedosa **72**
- 72(71)** Hipopigio con el ápice débilmente convexo o recto *Lophomutilla*
- Hipopigio con el ápice muescado medialmente *Lophostigma*
- 73(61)** Tarsómeros apicales con proyecciones lameladas cubriendo las bases de las garras, ápices tarsales por eso a menudo superficialmente emarginados o rectos (Figura 54.13); mesopleura con una fuerte protuberancia dorsal (algunas veces regularmente convexa allí) ... *Hoplomutilla*
- Tarsómeros apicales simples, no proyectados sobre las

- bases de las garras, ápices tarsales usualmente convexos (Figura 54.14); mesopleura sin protuberancias o tubérculo dorsal, usualmente no hinchada allí **74**
- 74(73)** Genitalia más o menos con el tercio apical del parámero bífido; mesosterno con un tubérculo pequeño y definido, anterior a la coxa media *Horcomutilla*
- Genitalia con el parámero no ramificado apicalmente; mesosterno sin el tubérculo anterior a la coxa media (raramente presente) **75**
- 75(74)** Mandíbula con un diente rectangular definido sobre la margen ventral a 1/3 de la base (raramente sin el diente); primer segmento metasomal ancho y transversal apicalmente, constreñido apicodorsalmente y diferenciado de segundo tergo; segundo esterno metasomal usualmente con una línea de felpa lateral pequeña (algunas veces ausente) *Tallium* (en parte)
- Mandíbula con la margen ventral lisa; primer segmento metasomal no constreñido apicodorsalmente, unido con el segundo tergo (si está ligeramente constreñido entonces no es ancho apicalmente y el segundo esterno sin línea de felpa); segundo esterno metasomal usualmente sin línea de felpa (algunas veces presente) **76**
- 76(75)** Segundo esterno metasomal con línea de felpa lateral; notaulo presente **77**
- Segundo esterno metasomal sin línea de felpa (raramente con una línea de felpa pequeña y difusa en la margen lateral); notaulo ausente **78**
- 77(76)** Mesosoma extraordinariamente robusto y redondeado; mesopleura conspicuamente hinchada, con una escroba transversa indicada solo como una ligera depresión; ala anterior con la margen anterior de la celda marginal mucho más corta que el pterostigma; espolones tibiales pálidos *Allotilla*
- Mesosoma normal; mesopleura no muy hinchada, con una escroba transversa formando un surco definido; ala anterior con la margen anterior de la celda marginal mucho más larga que el pterostigma; espolones tibiales negros *Euspinolia*
- 78(76)** Cabeza con un proceso lamelado lateral a la región hipostomal; mandíbula subigualmente bidentada en el ápice; segundo esterno metasomal a menudo con una reducida línea de felpa difusa en la margen lateral *Vianatilla*
- Cabeza sin el proceso lamelado lateral a la región hipostomal (si el proceso está presente entonces este es cónico); mandíbula variada pero solo rara vez subigualmente bidentada en el ápice; segundo esterno metasomal sin ningún trazo de línea de felpa **79**
- 79(78)** Clípeo con la margen anterior formando una lámina transversa cubriendo parte de la mandíbula cuando está cerrada; al menos del segundo al quinto tergo metasomal con una hilera apical de sedas fuertes a manera de peine, orientadas horizontalmente y diferentes de todas las otras sedas, algunas veces estas sedas solo ligeramente más fuertes que las otras y orientadas medioposteriormente en diagonal; escapo antenal anteriormente con dos carenas definidas, en especial en el ápice (algunas veces la carena interna reducida) *Darditilla*
- Clípeo con la margen anterior no ampliamente laminada, usualmente no cubriendo parte de la mandíbula cuando está cerrada; tergos metasomales usualmente sin una hilera apical de sedas muy diferentes de todas las otras sedas; escapo antenal anteriormente con una o ninguna carena longitudinal **80**
- 80(79)** Cabeza ventralmente con una proyección cónica definida entre la base de la mandíbula y la margen de la fosa proboscidea, la proyección algunas veces es solo una expansión triangular de la carena hipostomal; cabeza aplana dorsalmente; tégula un poco convexa, en su totalidad fuertemente puntuada, ensanchada posteriormente y con la margen posterior recta; axila mesoscudal expandida posterolateralmente como un diente agudo y con una lamela vertical definida, lateral a esta *Hoplognathoca*
- Cabeza ventralmente sin ninguna proyección cónica o triangular cerca de la base de la mandíbula; cabeza por lo general dorsalmente convexa; tégula de otra manera, usualmente impuntuada en parte; axila mesoscudal usualmente sin la expansión posterolateral a manera de diente **81**
- 81(80)** Clípeo sin diente o tubérculo a cada lado de la margen anterior de la inserción antenal (pero algunas veces medialmente expandido y bidentado); cabeza generalmente pequeña a moderada, redondeada, raramente subcuadrada (mandíbula no estrecha basalmente, bidentada o tridentada) **82**
- Clípeo corto y transversal con un diente o tubérculo (algunas veces inconspicuo) sobre cada lado de la margen anterior de la inserción antenal; cabeza grande, usualmente subcuadrada (mandíbula alguna veces estrecha basalmente) **83**
- 82(81)** Escapo antenal corto y robusto, tan largo como los primeros dos flagelómeros juntos, fuertemente puntuados; primeros dos flagelómeros iguales en longitud; clípeo convexo mesalmente con la margen anterior medialmente expandida como un ancho lóbulo con su margen anterior recta o débilmente emarginada *Lynchiatilla*
- Escapo antenal elongado, más largo que los primeros dos flagelómeros juntos, usualmente débilmente esculpido;

primer flagelomero a menudo más corto que el segundo; clípeo usualmente diferente ... *Pseudomethoca* (en parte)

83(81) Axila del mesonoto sin un proceso anterolateral, agudo a manera de gancho, dirigido posteriormente (algunas veces con un pliegue dorsoventral filoso); mesoscudo escasamente más ancho que largo, fuertemente convexo en perfil; cuerpo algunas veces con reflexiones metálicas

..... *Dimorphomutilla*

- Axila del mesonoto con un proceso anterolateral, agudo a manera de gancho, dirigido posteriormente; mesoscudo claramente transversal, más ancho que largo, aplanado en perfil; cuerpo nunca sin reflexiones metálicas **84**

84(83) Mandíbula con el tercio apical falcado con un pequeño diente interno, estrecho en el tercio basal

..... *Pertyella*
- Mandíbula distintivamente ensanchada en el ápice, tridentada *Calomutilla*

85(44) Primer segmento metasomal sésil a débilmente campanulado y más o menos regularmente ensanchado de adelante hacia atrás, casi tan ancho posteriormente como la base de segundo segmento metasomal; segundo tergo metasomal con una línea de felpa lateral longitudinal; tégula posteriormente reflejada (Figuras 54.32 y 54.34) (Mutillini: Smicromyrmina) *Timulla*

- Primer segmento metasomal posteriormente cilíndrico, mucho más estrecho que la base del segundo segmento metasomal; segundo tergo metasomal sin línea de felpa; tégula longitudinalmente convexa en su parte posterior (Figuras 54.33 y 54.35) (Ephutini) *Ephuta s.l.*

Subfamilias neotropicales de Mutillidae

Sphaerophthalminae

Esta subfamilia cosmopolita incluye cerca de 2.500 especies descritas en 80 géneros. Los colores varían enormemente, de negro o café uniforme a brillantemente marcado o metálico; los adultos son usualmente diurnos pero muchas especies de desierto son nocturnas o crepusculares. El dimorfismo sexual es de extremo a ligero (especies con machos ápteros); el macho usualmente no lleva a la hembra por lo que la verdadera cópula forética no sucede. La subfamilia comprende dos tribus, Dasyabrini (del Viejo Mundo) y Sphaerophthalmini (Nuevo Mundo y Australasia). Sphaerophthalmini incluye la mayor diversidad de mutílidos neotropicales, comprendiendo 43 géneros y cerca de 850 especies descritas. Existen dos subtribus, Sphaerophthalmina y Pseudomethocina.

En las hembras de Sphaerophthalmina la cabeza es usualmente no más ancha que el mesosoma, la margen lateral del mesosoma es débilmente sinuada o convexa, el primer tergo metasomal tiende a ser peciolado, apicalmente constreñido y bien diferenciado del segundo. Sphaerophthalmina incluye los géneros: *Cephalomutilla* André, *Ceratophotopsis* Schuster, *Dasymutilla* Ashmead, *Leucospilomutilla* Ashmead, *Limaytilla* Casal, *Lomachaeta* Mickel, *Lophomutilla* Mickel, *Lophostigma* Mickel, *Morsyma* Ashmead, *Nanotopsis* Schuster, *Neomutilla* Reed, *Photomorphus* Viereck, *Protophotopsis* Schuster, *Ptilomutilla* André, *Reedomutilla* Mickel, *Scaptodactyla* F. Lynch-Arribálzaga, *Sphaerophthalma* Blake, *Suarezitilla* Casal, *Tobantilla* Casal, *Traumatomutilla* André, *Xystromutilla* André.

En hembras de Pseudomethocina la cabeza es a menudo alargada; la margen lateral del mesosoma tiene una fuerte sinuación; el primer tergo metasomal tiende a ser más o menos sésil y unido con el segundo. Pseudomethocina incluye los géneros: *Allotilla* Schuster, *Anomophotopsis* Schuster, *Atillum* Mickel, *Calomutilla* Mickel, *Chaetotilla* Schuster, *Darditilla* Casal, *Dimorphomutilla* Ashmead, *Euspinolia* Ashmead, *Gurisita* Casal, *Hoplocrates* Mickel, *Hoplognathoca* Suárez, *Hoplomutilla* Ashmead, *Horcomutilla* Casal, *Lynchiatilla* Casal, *Mickelia* Suárez, *Pappognatha* Mickel, *Patquiatilla* Casal, *Pertyella* Mickel, *Pseudomethoca* Ashmead, *Seabrattilla* Casal, *Tallium* André, *Vianatilla* Casal.

Sin embargo, no es fácil la ubicación inequívoca de muchos géneros en una subtribu u otra. Varios géneros aún no han sido descritos y, para algunos, ambos sexos aún no se conocen. Además, muchos géneros fueron establecidos para unas pocas especies de áreas limitadas, por lo que es probable que al comparar especímenes de un mayor número de áreas, resulten sinonimias genéricas. Por ejemplo, varias especies combinan las características del bien conocido género *Dasymutilla* (muy común en Norteamérica y con una o dos especies muy al sur de Chile) y *Traumatomutilla* (común en Sudamérica con una especie muy al norte de México). Tanto Cambra y Quintero (1992) como Brothers (1995) sugieren que estos géneros son sinónimos, pero esto aún no ha sido formalmente probado y puede ser más apropiado subdividirlos en varios géneros diferentes.

Fritz y Martínez (1993), Quintero y Cambra (2001) y Cambra y Quintero (2003) han clarificado el estado de varios géneros y/o provisto nuevas descripciones del otro sexo para

los géneros donde sólo se conocía un sexo. Además, no se han hecho estudios de muchas de las especies neotropicales nocturnas y sus parientes cercanos; en Norteamérica varios taxones son reconocidos (Manley y Pitts 2002), incluyendo varios subgéneros de *Sphaerophthalma*, pero pocos taxones han sido descritos para el Neotrópico. En la clave de géneros, muchas especies nocturnas serán incluidas en «*Sphaerophthalma*», pero esto indudablemente incluye varios taxones que pueden ser reconocidos como géneros separados.

A pesar del número de especies en el grupo, los registros de hospederos existen solo para cerca de 20 especies en 15 géneros; estos hospederos han sido abejas y avispas esfécidas.

Mutillinae

Esta subfamilia cosmopolita (más rica en el Viejo Mundo pero ausente en la mayor parte de Australia) incluye cerca de 1.800 especies en 40 géneros. Los machos son usualmente negros, café o negros y rojos sin marcas llamativas y las hembras son usualmente negras y rojas con manchas pálidas conspicuas; son usualmente diurnos, pero unas pocas especies del desierto son nocturnas o crepusculares. El dimorfismo sexual es de extremo a marcado (especies con machos braquípteros), y el macho algunas veces lleva a la hembra, pero la cópula forética no sucede. Existen dos tribus, Ephutini y Mutillini, ambas con representantes en el Neotrópico.

Ephutini está restringida al Nuevo Mundo y tiene cerca de 220 especies en la Región Neotropical. La clasificación genérica es confusa, con un solo gran género, *Ephuta* Say, y varios taxa considerados subgéneros o bien géneros separados (*Arcasina* Nagy, *Ephuamelia* Casal, *Ephuchaya* Casal, *Ephusuarzia* Casal, *Ephutopsis* Ashmead, *Xenochile* Schuster). Cada uno de ellos ha sido descrito para unas pocas especies con algunos caracteres inusuales; sin embargo, han sido vistos especímenes intermedios y es probable que estos estados se consideren parte de un gran *Ephuta* s. l. Como ejemplos, *Arcasina*, *Ephusuarzia* y *Ephutopsis* podrían ser todos sinonimizados porque sus caracteres diagnósticos son los mismos (ver Casal 1968, Quintero y Cambra 1996a). Los registros de hospederos para solo una o dos especies indican que ellos parasitan avispas cazadoras de arañas (Pompilidae) o avispas cavadoras (Crabronidae).

Mutillini comprende dos subtribus, Mutillina y Smicromyrmina; solo la última se encuentra en el Nuevo Mundo y está representada por un solo género, *Timulla* Ashmead. Este género posee cerca de 170 especies en el Neotrópico y los pocos registros de hospederos son de avispas esfécidas.

Agradecimientos

Agradezco a Roberto Cambra y Diomedes Quintero, de Panamá, quienes proporcionaron comentarios valiosos sobre la clave y me permitieron usar la información de sus manuscritos aún no publicados.

Literatura citada

- Acorn, J. H. 1988. Mimetic tiger beetles and the puzzle of cicindelid coloration (Coleoptera: Cicindelidae). *The Coleopterists Bulletin* 42:28-33.
- Bayliss, P. S. y D. J. Brothers. 1996. Biology of *Tricholabiodes* Radoszkowski in Southern Africa, with a new synonymy and review of recent biological literature (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of Hymenoptera Research* 5:249-258.
- Bayliss, P. S. y D. J. Brothers. 2001. Behaviour and host relationships of *Dolichomutilla sycorax* (Smith, 1855) (Hymenoptera: Mutillidae, Sphecidae). *Journal of Hymenoptera Research* 10:1-9.
- Brach, V. 1978. *Brachynemurus nebulosus* (Neuroptera: Myrmeleontidae): a possible Batesian mimic of Florida mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae). *Entomological News* 89:153-156.
- Brothers, D. J. 1972. Biology and immature stages of *Pseudomethoca* f. *frigida*, with notes on other species (Hymenoptera: Mutillidae). *University of Kansas Science Bulletin* 50:1-38.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1978. Biology and immature stages of *Myrmosula parvula* (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 51:698-710.
- Brothers, D. J. 1982. Two new species of Mutillidae associated with *Halictus hesperus* (Halictidae) in Panama (Hymenoptera). *Sociobiology* 7:205-212.
- Brothers, D. J. 1989. Alternative life-history styles of mutillid wasps (Insecta, Hymenoptera), pp. 279-291, en: Bruton, M. N. (ed.). *Alternative life-history styles of animals. Perspectives in Vertebrate Science* 6.
- Brothers, D. J. 1995. Mutillidae, pp. 541-548, en: Gauld, I. y P. Hansen (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. 2003. The first fossil Ephutini (Hymenoptera:

- Mutillidae), a new species from Dominican amber. *Acta Zoologica Cracoviensis* 46:101-107.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Brothers, D. J., G. Tschuch y F. Burger. 2000. Associations of mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) with eusocial insects. *Insectes Sociaux* 47:201-211.
- Cambra, R. A. y D. Quintero. 1992. Velvet ants of Panama: distribution and systematics (Hymenoptera: Mutillidae), pp. 459-478, en: Quintero, D. y A. Aiello (eds.). *Insects of Panama and Mesoamerica: Selected studies*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Cambra, R. A. y D. Quintero. 1997. A revision of *Protophopsis* Schuster (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of Hymenoptera Research* 6:263-273.
- Cambra, R. A. y D. Quintero. 2001. On the identity of *Scaptopoda* F. Lynch Arribálzaga, new taxonomic changes and new distribution records for Neotropical Mutillidae (Hymenoptera), with notes on their biology. *Transactions of the American Entomological Society* 127:291-304.
- Cambra, R. A. y D. Quintero. 2003. Description of the previously unknown male of the Neotropical genus *Hoplognathoca* Suárez and new distribution records (Hymenoptera: Mutillidae: Sphaerophthalminae). *Transactions of the American Entomological Society* 129:487-495.
- Cameron, P. 1894-1899. Fam. Mutillidae, pp. 259-404, pl. 13, 14, en: *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Hymenoptera. (Fossores)*. Vol. 2.
- Casal, O. H. 1962a. Mutillidae neotropicales. VIII. (Hymenoptera). Sobre un nuevo género de Sphaerophthalminae. *Physis* 23:65-68.
- Casal, O. H. 1962b. Mutillidae neotropicales. XV. (Hymenoptera). Tres especies nuevas del género «*Tallium*» André. *Revista Brasileira de Biologia, São Paulo* 22:317-326.
- Casal, O. H. 1963a. Mutillidae neotropicales. XXII (Hymenoptera). Comentarios a propósito de *Leucospilomutilla* Ashmead con la descripción de los caracteres genéricos del macho. *Physis* 24:149-157.
- Casal, O. H. 1963b. Un nuevo género de la fauna del Brasil. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. 24(1961):15-18.
- Casal, O. H. 1963c. Mutillidae neotropicales. XX. Una nueva *Lophomutilla* Mickel, 1952 del Brasil. *Neotropica* 9: 82-93.
- Casal, O. H. 1964a. Revisión de *Limaytilla*. Nuevo género endémico y nocturno de Sphaerophthalmini (Hymenoptera, Mutillidae). *Acta Zoológica Lilloana* 20:81-103.
- Casal, O. H. 1964b. *Tobantilla montonera* género y especie nuevos de Sphaerophthalminae (Hymenoptera, Mutillidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 25:209-215.
- Casal, O. H. 1964c. Mutillidae neotropicales. XVII. (Hymenoptera). Comentarios a propósito de *Pertyella* Mickel con la descripción de cuatro especies nuevas, pp. 73-86, en: *Annals II Congreso Latino-Americano de Zoología* 1. 1962, São Paulo.
- Casal, O. H. 1965. Nuevas especies de *Tallium* André (Hymenoptera, Mutillidae). *Physis* 25:59-72.
- Casal, O. H. 1968a. Comentarios sobre *Reedomutilla* Mickel, 1964 con la descripción de *Suarezitilla* gen. nov. (Hymenoptera, Mutillidae). *Neotropica* 14:75-80.
- Casal, O. H. 1968b. Aportaciones para el conocimiento de los Mutillidae de la República Argentina. II. Los machos de Ephutini Ashmead (Hymenoptera). *Physis* 28:77-93.
- Casal, O. H. 1969a. Las hembras de Ephutini de la República Argentina (Hymenoptera, Mutillidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 31:33-41.
- Casal, O. H. 1969b. Las hembras de Ephutini del Estado de Santa Catarina, Brasil. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 31:97-105.
- Casal, O. H. 1969c. Sobre *Traumatomutilla*, André. (Hymenoptera, Mutillidae). *Physis* 28:279-298.
- Casal, O. H. 1969d. Sobre *Xystromutilla* André, 1905 (Hymenoptera, Mutillidae). *Physis* 29:47-50.
- Casal, O. H. 1970a. Las hembras de Ephutini del Estado de Río de Janeiro, Brasil (Hymenoptera, Mutillidae). *Physis* 29:297-310.
- Casal, O. H. 1970b. *Chasquitilla malincha*, género y especie nuevos de la República Argentina (Hymenoptera, Mutillidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 32:111-113.
- Casal, O. H. 1970c. Una nueva especie de *Horcomutilla* (Hymenoptera, Mutillidae). *Physis* 30:171-172.
- Ferguson, W. E. 1962. Biological characteristics of the mutillid subgenus *Photopsis* Blake and their systematic values (Hymenoptera). *University of California Publications in Entomology* 27:1-92, 7 pl.
- Fritz, M. A. 1998. Mutillidae, pp. 445-451, en: Morrone, J. J. y S. Coscarón (eds.). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*. Ediciones SUR, La Plata.
- Fritz, M. A. y A. Martínez. 1993. Notas sinonímicas de Mutillidae neotropicales (Hymenoptera). *Revista Chilena de Entomología* 20:9-11.
- Goulet, H. y J. T. Huber. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Heaversedge, R. C. 1969. Brief notes on the reproductive morphology of *Mutilla glossinae* Turner (Hymenoptera) and the development of its immature stages. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 32:485-488.
- Lelej, A. S. y P. G. Nemkov. 1997. Phylogeny, evolution and classification of Mutillidae (Hymenoptera). *Far Eastern Entomologist* 46:1-24.
- Lenko, K. y N. Papavero. 1979. *Insetos no folclore*. Conselho Estadual de Artes e Ciências Humanas, São Paulo.
- Manley, D. G. y G. O. Poinar. 1991. A new species of fossil *Dasymutilla* (Hymenoptera: Mutillidae) from Dominican amber. *Pan-Pacific Entomologist* 67: 200-205.
- Manley, D. G. y G. O. Poinar. 1999. A second species of fossil *Dasymutilla* (Hymenoptera: Mutillidae) from Dominican amber. *Pan-Pacific Entomologist* 75:48-51.

- Manley, D. G. y J. P. Pitts. 2002. A key to genera and subgenera of Mutillidae (Hymenoptera) in America north of Mexico with description of a new genus. *Journal of Hymenoptera Research* 11:72-100.
- Mickel, C. E. 1928. Biological and taxonomic investigations of the mutillid wasps. *Bulletin of the United States National Museum* 143:1-351, 5 pl.
- Mickel, C. E. 1938a. The Neotropical mutillid wasps of the genus *Dimorphomutilla* Ashmead (Hymenoptera). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro* 9:349-364.
- Mickel, C. E. 1938b. A synopsis of the neotropical mutillid genus *Euspinolia* Ashmead (Hym.). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro* 9:53-74.
- Mickel, C. E. 1938c. The Neotropical mutillid wasps of the genus *Timulla* Ashmead (Hymenoptera: Mutillidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 87:529-680, 9 pl.
- Mickel, C. E. 1939a. A monograph of the Neotropical mutillid genus *Hoplomutilla* Ashmead (Hymenoptera: Mutillidae). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro* 10: 337-403, 641-717.
- Mickel, C. E. 1939b. Monograph of a new Neotropical mutillid genus, *Pappognatha* (Hymenoptera: Mutillidae). *Annals of the Entomological Society of America* 32:329-343.
- Mickel, C. E. 1941. Monograph of the South American mutillid genus *Hoplocrates* Mickel (Hymenoptera: Mutillidae). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro* 12:341-414.
- Mickel, C. E. 1943. The South American genus *Atillum* André (Hymenoptera, Mutillidae). *Revista de Entomologia, Rio de Janeiro* 14:174-254.
- Mickel, C. E. 1952. The Mutillidae (wasps) of British Guiana. *Zoologica, New York* 37:105-150.
- Mickel, C. E. 1960. A review of the mutillid genus *Cephalomutilla* André (Mutillidae: Hymenoptera). *Revista Brasileira de Entomologia, São Paulo* 9:157-168.
- Nentwig, W. 1985. A mimicry complex between mutillid wasps (Hymenoptera: Mutillidae) and spiders (Araneae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20:113-116.
- Nonveiller, G. 1990. Catalogue of the Mutillidae, Myrmosidae and Bradynobaenidae of the Neotropical Region including Mexico (Insecta: Hymenoptera), pp. 1-150, en: *Hymenopterorum Catalogus (nova editio), Pars 18*. Dr. W. Junk, The Hague.
- Overal, W. L. 1991. Resumo da classificação e bibliografia dos Mutilídeos da América do Sul (Hymenoptera: Mutillidae). *Goeldiana Zoologia* 10:1-16.
- Quintero, D. y R. A. Cambra. 1996a. Contribución a la sistemática de las mutilidas (Hymenoptera) del Perú, en especial las de la Estación Biológica BIOLAT, Río Manu, Pakitza, pp. 327-357, en: Wilson, D. E. y A. Sandoval (eds.). *Manu, the biodiversity of Southeastern Peru, la biodiversidad del sureste del Perú*, Smithsonian Institution, Washington D. C.
- Quintero, D. y R. A. Cambra. 1996b. *Horcomutilla* Casal: description of previously unknown males, new distribution records, and comments on the genus (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of Hymenoptera Research* 5:53-63.
- Quintero, D. y R. A. Cambra. 2001. On the identity of *Scaptopoda* F. Lynch Arribálzaga, new taxonomic changes and new distribution records for Neotropical Mutillidae (Hymenoptera), with notes on their biology. *Transactions of the American Entomological Society* 127:291-304.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): the state of the art. *Zoologica Scripta* 28:3-11.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's 1988 data. *Zoologica Scripta* 28:13-50.
- Schuster, R. M. 1949. Contributions toward a monograph of the Mutillidae of the Neotropical Region. III. A key to the subfamilies represented and descriptions of several new genera (Hymenoptera). *Entomologia Americana (N. S.)* 29:59-140.
- Suárez, F. J. 1962. Datos sobre mutillidos neotropicales. III. Un nuevo género de Centroamérica y países noroccidentales de América del Sur (Hymenoptera). *Eos* 38:115-149.
- Suárez, F. J. 1970. Datos sobre mutillidos neotropicales. VII. Algunas nuevas especies del Perú representadas en las colecciones de Museo de Historia Natural de Basilea (Suiza). *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería* 15:169-188.
- Tschuch, G. 2000. Ameisenwespen in ethnologischer und angewandter Entomologie (Hymenoptera: Vespoidea: Mutillidae). *Entomologia Generalis* 25:67-74.
- Tschuch, G. y D. J. Brothers. 1999. Modeling vibration and sound production in insects with nonresonant stridulatory organs (Hymenoptera: Mutillidae). *Journal of the Acoustical Society of America* 106:3706-3710.
- Tschuch, G. y D. J. Brothers. 2000. Stridulatory organs in solitary aculeate Hymenoptera. *Zoologischer Anzeiger* 239:319-327.
- Yanega, D. 1994. Arboreal, ant-mimicking mutillid wasps, *Pappognatha*; parasites of Neotropical *Euglossa* (Hymenoptera: Mutillidae and Apidae). *Biotropica* 26:465-468.

CAPÍTULO 55

Familia Sapygidae

D. J. Brothers

Diagnosis

Borde dorsal del tórulo en forma de un tubérculo pequeño o una carena transversa; ojo con la margen interna notoriamente emarginada. Pronoto con margen posterior dorsal débilmente cóncava y con el ápice posterior lateral redondeado y anterior a la tégula; mesocoxa y metacoxa contiguas; ala posterior sin un lóbulo claval claro pero con lóbulo jugal diferenciable; metacoxa con carena dorsal longitudinal. Metasoma sésil; primer esterno metasomal no separado del segundo por constricción; hembra con el sexto esterno metasomal cónico e imbricado, con los lados sobrepuestos dorsalmente y extendidos posteriormente más allá del sexto tergo; octavo esterno metasomal del macho (hipopigio)

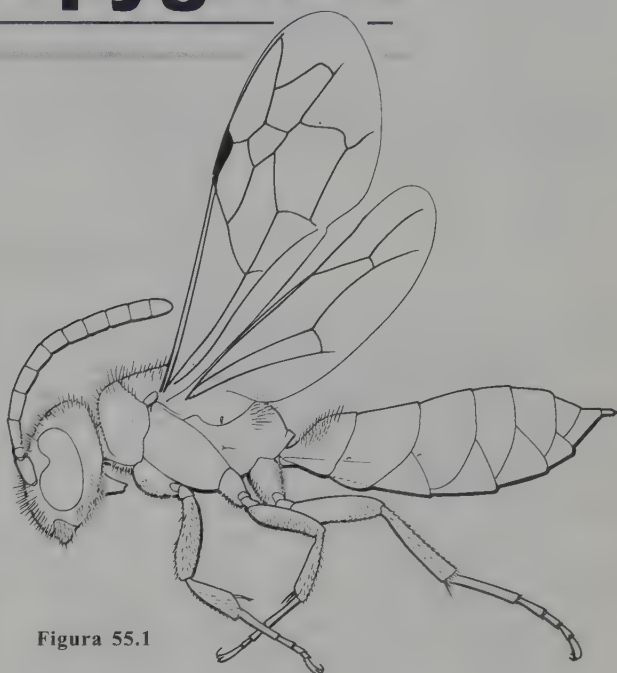


Figura 55.1

simple, enteramente expuesto. Dimorfismo sexual ligero, macho y hembra macrópteros. (Figura 55.1).

Filogenia

Estudios de Brothers (1975, 1999) y Brothers y Carpenter (1993) en filogenia de Aculeata muestran que Mutillidae es el grupo hermano de Sapygidae. Sin embargo, Rasnitsyn (1988), Ronquist (1999) y Ronquist *et al.* (1999) llegan a otra conclusión, considerando a Sapygidae más cerca de familias como Scoliidae y Tiphiidae o de posición incierta. No se han realizado estudios sobre las relaciones de los géneros dentro de la familia.

Taxonomía

De las dos subfamilias propuestas, Sapyginae es la que se encuentra en el Neotrópico, representada por tres géneros

(Pate 1947): *Araucania* (Chile), *Huarapea* (neotropical) y *Sapyga* (Holártico y Costa Rica).

Biología y distribución

Familia de amplia distribución, ausente sólo en la Región Australiana. Los adultos son de color predominantemente negro, frecuentemente con marcas amarillas o blancas. Todas las especies son solitarias. Larvas de las especies neotropicales (Sapyginae) son cleptoparásitas de larvas de abejas megachilidas o ápidas, con la pupa desarrollándose dentro de la celda construida por el huésped. Larvas de la subfamilia neotropical Fedtschenkiinae son ectoparasitoides de larvas de Eumeninae que nidifican en el suelo. Hanson (1995) ofrece una relación breve de la familia en Costa Rica.

Clave para los géneros neotropicales de Sapygidae (Sapyginae)

Modificada de Pate 1947

- | | |
|--|---|
| <p>1 Propodeo muy corto, declive posterior vertical; primer tergo metasomal con una cara cóncava vertical anterior bien definida y una cara horizontal muy corta <i>Araucania</i></p> <p>- Propodeo alargado, declive posterior oblicuo; primer tergo metasomal con declive anterior oblicuo, usualmente sin caras definidas anterior y dorsal 2</p> | <p>2(1) Carena occipital bien desarrollada; carena frontal larga y oblicua; macho con el segmento antenal apical estiliforme y terminado abruptamente en un proceso capitado fuertemente comprimido <i>Huarapea</i></p> <p>- Carena occipital ausente o muy débil; carena frontal corta y más o menos transversa; macho con el segmento antenal apical simple y mucho más corto que el anterior ... <i>Sapyga</i></p> |
|--|---|

Literatura citada

- | | |
|---|--|
| <p>Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. <i>University of Kansas Science Bulletin</i> 50:483-648.</p> <p>Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). <i>Zoologica Scripta</i> 28:233-249.</p> <p>Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. <i>Journal of Hymenoptera Research</i> 2:227-301.</p> <p>Hanson, P. E. 1995. Sapygidae, pp. 539-541, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). <i>The Hymenoptera of Costa Rica</i>. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.</p> | <p>Pate, V. S. L. 1947. Neotropical Sapygidae, with a conspectus of the family (Hymenoptera, Aculeata). <i>Acta Zoologica Lilloana</i> 4:393-426.</p> <p>Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). <i>Oriental Insects</i> 22:115-145.</p> <p>Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): the state of the art. <i>Zoologica Scripta</i> 28:3-11.</p> <p>Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitsyn's 1988 data. <i>Zoologica Scripta</i> 28:13-50.</p> |
|---|--|

CAPÍTULO 56

Familia Tiphidae

L. S. Kimsey y D. J. Brothers

Diagnosis

Antena más delgada y alargada en machos, gruesa y usualmente enrollada en hembras; pronoto dorsalmente subcuadrado, margen posterior dorsal recta hasta algo cóncava, ángulo posterolateral redondeado hasta trunco, alcanzando la tégula en formas aladas; mesopleura con expansión en forma de lamela que cubre la base mediocoxal, expansión raramente reducida a un lóbulo digitado; coxas medias estrechamente separadas por el mesosterno; coxas posteriores contiguas; ala posterior con lóbulos claval y jugal distinguibles, excepto Thynninae que aparentemente carece de lóbulo jugal; metasoma sésil a peciolado; segmento I frecuentemente en forma de nodo; hipopigio del macho forma un

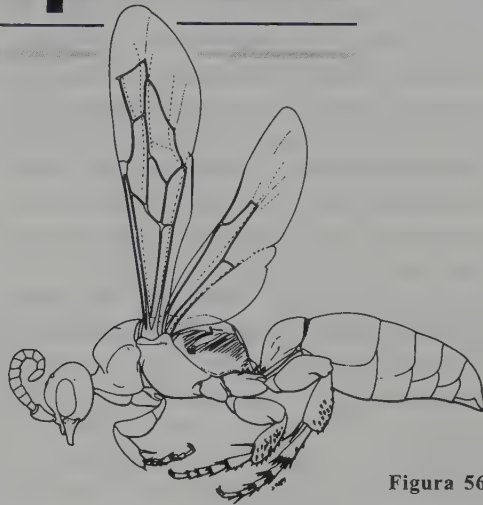


Figura 56.1

fuerte gancho agudo curvo hacia arriba (Myziniinae, Methochinae, Tiphinae, Thynninae: algunos Rhagigasterini) o es simple; dimorfismo sexual ligero a extremo; machos siempre alados, hembras aladas a ápteras, formas ápteras con tórax diferente al de las formas aladas, pronoto libremente articulado, mesonoto y propodeo distinguibles. Figuras 56.1 y 56.2.

Filogenia

La familia Tiphidae se divide en siete subfamilias, Anthoboscinae, Brachycistidinae, Diamminae, Methochinae, Myziniinae, Thynninae y Tiphinae. Brothers y Carpenter (1993) y Brothers (1975, 1999) examinan las relaciones entre las avispas aculeadas. Kimsey (1991b) examina las relaciones entre las subfamilias tífidas, la filogenia de los Thynninae sudamericanos (Kimsey 1992), y las relaciones entre miembros de la tribu tinina Rhagigasterini (Kimsey 1996b). Los resultados de estos estudios indican que Anthoboscinae es la subfamilia más primitiva con pocas características particulares aparte de las diagnósticas para la familia. Tiphinae y Brachycistidinae son grupos hermanos basados en modificaciones del tórax, rostro y venación alar. Myziniinae y Methochinae son subfamilias vecinas entre sí. Los Thynninae se dividen en cuatro tribus, Rhagigasterini, Thynnini, Elaphropterini y

Scotaenini. No hay estudios de la filogenia de los géneros tífidos de la Región Neotropical o de alguna otra región.

Taxonomía

La taxonomía de los Tiphidae se conoce incompletamente. Krombein (1937) ofrece una clave para los géneros de Myziniinae. Una clave actualizada para los géneros de Tiphinae se publica en Kimsey (1993). Se han publicado revisiones de los géneros de la subfamilia Tiphinae, *Tiphia* (Allen 1964, 1970; Allen y Krombein 1961), *Epomidiopteron* (Allen 1966), *Paratiphia* (Allen 1968), *Neotiphia* y *Krombeinia* (Allen y Krombein 1964) y una visión general del grupo (Allen 1972). Genise (1984) revisa Anthoboscinae neotropicales. Genise y Kimsey (1991, 1993) y Kimsey (1991a, c, 1996a) describen algunos géneros de Thynninae. Genise (1992) estudia las especies de Tiphidae en Argentina y sus alrededores.

Distribución

Los tífidos más derivados parecen tener origen en el Hemisferio Norte, dispersándose independientemente hacia el sur, en África desde Europa, en Indoaustralia desde el norte de Asia, y en Sudamérica desde Norteamérica. No obstante, las tres subfamilias más basales, Anthoboscinae, Diamminae y Thynninae están casi por completo limitadas al Hemisferio Sur. Por otro lado, los Anthoboscinae parecen haberse originado en el Hemisferio Sur, con muy pocas especies alcanzando el Hemisferio Norte. No hay antoboscinos en Centroamérica y solamente una especie, *Lalapa lusa* Pate, se encuentra en Norteamérica. No hay especies en Asia, y solamente unas pocas especies de *Anthobosca* llegan a sitios tan lejanos como el norte del Medio Oriente. Los Diamminae se limitan a Australia. Los Thynninae se encuentran en las regiones Neotropical y Australásica. Análisis recientes, aun sin publicar, sugieren que el grupo se originó en Sudamérica y se dispersó dentro de Australia vía Antártida, pues los géneros más primitivos se encuentran en Sudamérica. Por tanto, es probable que la familia se haya originado en el Hemisferio Sur.

Biología

Se piensa que todos los tífidos son parásitos de estados larvales de escarabajos (Scarabaeoidea, Curculionidae, Carabidae: Cicindelinae y Tenebrionidae), con excepción del género Australiano *Diamma*, el cual ataca grillos topo (Gryllotalpidae) (Clausen 1940). Aunque es importante anotar que los hospederos se conocen para menos del 10% de las especies. La vasta mayoría de hospederos registrados para esta familia, especialmente en el Neotrópico, son coleópteros escarabeoideos, principalmente de la familia Scarabaeidae, aunque *Pterombrus* (Myzininae) y *Methocha* (Methochinae) son parásitos de escarabajos tigre (Carabidae: Cicindelinae). Krombein (1976) describió varias especies de *Pterombrus*, dando descripciones larvales. Las hembras tífidas siempre paralizan permanentemente a las larvas hospederas.

Dado que para pocas especies se conocen hospederos, es difícil generalizar sobre la biología de los tífidos. Sin embargo, se puede hacer un resumen de lo conocido (Clausen 1940). Las hembras son capaces de colocar entre 50 y 70 huevos. Los huevos son colocados en diferentes posiciones sobre el tórax o el abdomen del hospedero, dependiendo de la especie o el género. Los huevos toman de 10 a 15 días para incubarse. Los estados larvales de la avispa son siempre ectoparásitos sobre sus hospederos y eventualmente comen los hospederos enteros, excepto la cápsula cefálica y las patas. Las larvas comen casi 15 días antes de

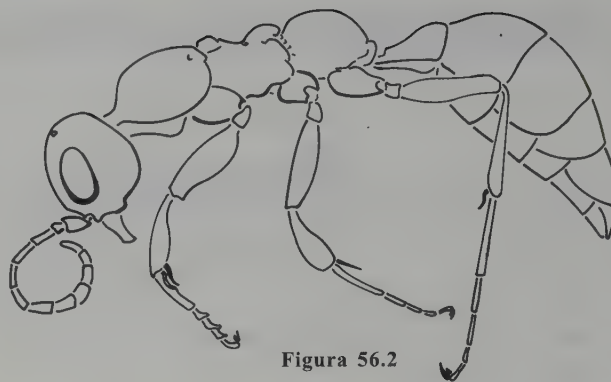


Figura 56.2

empupar. La pupación tiene lugar en un capullo hilado en o cerca de los restos del hospedero. Hay usualmente una generación por año. Los adultos hibernan o experimentan la diapausa en el capullo.

Las hembras de *Methocha* y *Pterombrus* son notables porque parasitan larvas de escarabajos tigre (Cicindelinae), las cuales son poderosos depredadores que viven en madrigueras. Las avispas entran a la madriguera larval y atacan la larva directamente. Williams (1928) observa que las hembras algunas veces permiten que las larvas las sujeten con sus mandíbulas mientras las agujonean en su garganta o tórax.

Debido a que estas avispas son parasitoides de escarabeoideos, se han estudiado para uso como agentes de control biológico. Las especies del género *Tiphia* se usan en control de poblaciones de plagas de Scarabaeidae. Sin embargo, no se ha encontrado que los tífidos sean particularmente efectivos controlando plagas de poblaciones de escarabajos (Clausen 1940).

Los miembros de Thynninae tienen una cantidad considerable de hábitos inusuales. Lloyd (1951) describe la biología de algunos de los tininos Patagónicos. Machos y hembras ocupan diferentes hábitat; los machos son alados y gastan la mayor parte de su tiempo volando o descansando sobre la vegetación, y las hembras son ápteras, e invierten una gran parte de su tiempo bajo la superficie. Las hembras dejan el suelo para aparearse y ser cargadas por machos hasta los recursos de néctar. Las hembras atraen a los machos usando pistas visuales y olorosas. Estas avispas se unen en cópula forética. Los machos cargan a las hembras en cópula por más de una hora, y las llevan hasta las flores donde se alimentan. Las hembras de algunas especies, particularmente en el género *Elaphroptera*, pueden pesar más que sus machos. No obstante, los machos son capaces de cargarlas por largos periodos en vuelo. Estos machos tininos son poderosos voladores, tienen una cápsula genital reforzada y músculos asociados con la cápsula genital. Toro y Carvajal (1989), Toro y Elortegui (1994) y Toro *et al.* (1979) estudian la morfología funcional de la genitalia de machos y hembras y su papel en el aislamiento reproductivo en los Thynninae. La hembra tinina cava en el suelo buscando

larvas escarabeoideas. Normalmente atacan a la larva prepupal, pero también a algunas más jóvenes (Clausen 1940). Janvier (1933) registró hembras de *Elaphroptera* depredadoras significativas de larvas de escarabajo. Observó que estas hembras se alimentaban sobre larvas que encontraban, sin agujinearlas, consumiendo la parte terminal posterior de la larva.

Métodos de colecta

Los miembros de esta familia de avispas son, en su mayoría, colectados efectivamente mediante trampa Malaise o colecta

manual con una red. Las hembras ápteras se coleccionan de otra manera. Las hembras de Brachycistidinae deben capturarse manualmente en la noche. Para estas hembras puede ser también efectivo el uso de trampas de caída.

En vista de que solamente se conoce una especie de esta subfamilia en el Neotrópico, sería importante coleccionar las hembras en los lugares donde se sabe que hay machos, para establecer asociaciones de sexo.

No se han identificado hembras en algunas especies de *Quemaya*. Las hembras de Thynninae pueden ser colectadas volando en cópula forética con machos o en flores, particularmente sobre especies de *Baccharis*. Las hembras de *Methocha* también pueden capturarse con más probabilidad en trampas de caída.

Clave para las subfamilias, tribus y géneros neotropicales de Tiphidae

- 1 Ápteros, algunas hembras.....2
 - Alados, todos los machos, algunas hembras.....21
- 2(1) Tibia media y posterior con un espolón apical; espolón tibial posterior con una fila de espinas como peine (Figura 56.3); lamela mesopleural pequeña, digitada (Figura 56.4, Methochinae) *Methocha*
 - Tibia media y posterior con 2 espolones; espolón tibial posterior sin peine; lamela mesopleural ancha y plana (Figuras 56.5, 56.6)3
- 3(2) Frente no expandida en lóbulos que sobresalen sobre los receptáculos antenales, en vista dorsal; escudelo y metanoto no visibles en vista dorsal (Brachycistidinae) *Quemaya*
 - Frente expandida en lóbulos y frecuentemente destacándose sobre los receptáculos antenales, ocultando la esfera basal de unión del escapo en vista dorsal; escudelo y metanoto usualmente visibles en vista dorsal (Thynninae)4
- 4(3) Mesopleura con superficie dorsal; tergos 1 y 2 sin carenas o surcos transversos; tergo 6 apicalmente no modificado (Rhagigasterini) *Aelurus*
 - Mesopleura sin superficie dorsal; tergo 1 y/o 2 con carenas y/o surcos transversos; tergo 6 apicalmente modificado, con pigidio discreto, carena lateral, y/o esculturado de otra manera (Figuras 56.7 a 56.14) 5
- 5(4) Tergo 2 con 2 carenas o surcos transversos y área rugosa entre ellas 6
 - Tergo 2 con 1, 2, 3, o raramente 4, carenas o surcos transversos y no rugoso ni con texturas diferentes entre ellas ... 11



Figura 56.3

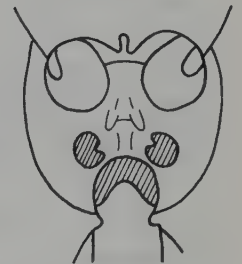


Figura 56.4

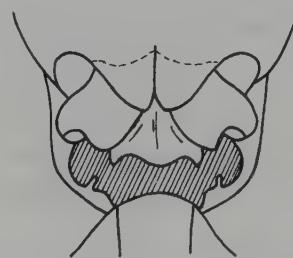


Figura 56.5

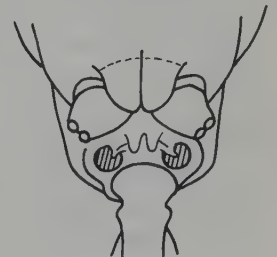


Figura 56.6

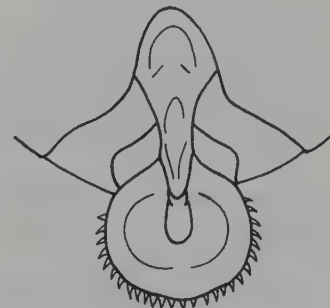


Figura 56.8



Figura 56.7

Figuras 56.3-56.8: 56.3 Methochinae; 56.4 Methochinae; 56.5 Anthoboscinae; 56.6 Brachycistidinae; 56.7 *Pseudelaphroptera*; 56.8 *Mesothynnus*.

- 6(5)** Propleura fuertemente abultada ventralmente; prosterno fuertemente retrocedido; tergo 6 con plataforma medial discreta elevada o placa aplanada encerrada en carena (como en la Figura 56.10) **7**
- Propleura no fuertemente abultada ventralmente; prosterno ligeramente más bajo que la propleura; tergo 6 inclinado, sin estructura medial discreta, solo lateralmente carenado (como en la Figura 56.7) **8**

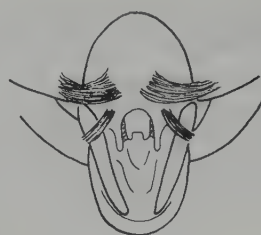


Figura 56.9

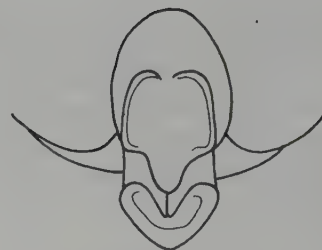


Figura 56.10

- 7(6)** Vértice con una indentación grande y profunda medialmente (Figura 56.15); tergo 6 proyectado medialmente en una plataforma alargada elevada, usualmente finalizando en una púa apical media *Upa*
- Vértice sin indentación; tergo 6 con placa posterior aplanada; carena cerrada, frecuentemente en forma de nariz *Eucyrtothynnus*

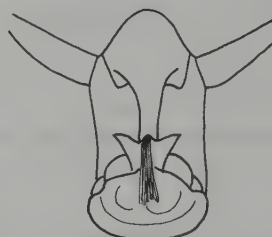


Figura 56.11

- 8(6)** Escudelo ampliamente subtrunco en vista dorsal, no fuertemente abultado medialmente y no fuertemente estrecho posteriormente; frente usualmente sin foso circular u ovoide en el ápice del sulco medial **9**
- Escudelo fuertemente abultado medialmente, apareciendo algo en forma de cuña en vista dorsal; frente usualmente con foso circular u ovoide en el ápice del surco medial ... **10**

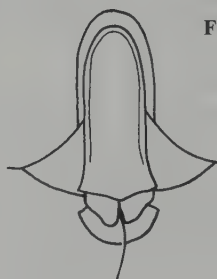


Figura 56.12

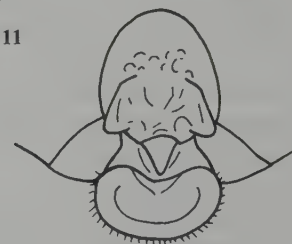


Figura 56.13

- 9(8)** Tergo 6 se angosta hasta formar un ápice redondeado estrecho, con carena medial en forma de coma a cada lado, adyacente a la carena lateral; tórax y patas con sedas erectas muy esparcidas *Ornepetes*
- Tergo 6 ampliamente redondeado apicalmente, sin carena en forma de coma medialmente; tórax y patas con sedas densas erectas *Anodontyra*

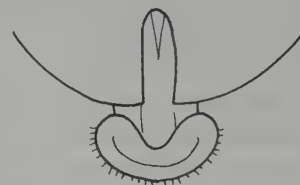


Figura 56.14

- 10(8)** Tergo 1 con un pequeño diente anterolateral; superficie posterior del tergo 6 ampliamente ovoide, con rugosidades verticales toscas; cara usualmente con mancha pálida grande entre el ojo y el receptáculo antenal *Elaphroptera*
- Tergo 1 sin diente anterolateral; superficie posterior del tergo 6 con lados paralelos con finas arrugas en forma de U (Figura 56.7); cara sin maculación pálida ... *Pseudelaphroptera*



Figura 56.15

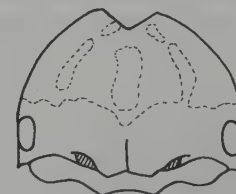


Figura 56.16

- 11(5)** Tergo 2 con 3 o 4 carenas transversas **12**
- Tergo 2 con 1 o 2 carenas transversas **16**

- 12(11)** Cabeza con vértice estrecho y bordes afilados, o a lo más estrechamente redondeada, apareciendo ahusada arriba en perfil (Figuras 56.16 y 56.17) **13**
- Cabeza con vértice ampliamente redondeado en perfil y vista frontal **14**



Figura 56.17

- 13(12)** Vértice con muesca medial profunda (Figura 56.16); tergo 6 reducido a una placa pequeña cóncava posterior

Figuras 56.9-56.17: 56.9 *Glottynoides*; 56.10 *Brethynnus*; 56.11 *Dolichothynnus*; 56.12 *Ammodromus*; 56.13 *Merithynnus*; 56.14 *Spilothynnus*; 56.15 *Upa*; 56.16 *Mesothynnus*; 56.17 *Glottynoides*.

en la muesca estrecha apical del tergo 5 (Figura 56.8) ...

Mesothynnus

- Vértice abultado medialmente, apareciendo pellizcado sublateralmente (Figura 56.18); tergo 6 subcónico con placa posterior aplanada, proyectada desde la muesca del tergo V. *Scotaena*

- 14(12) Tercio basal de la tibia posterior no fuertemente estrecho o viéndose pellizcado, fémur posterior no inusualmente expandido o viéndose en ambos lados de la tibia cuando la pata está plegada; tergo 6 ampliamente curvo con surco medio aplanado en forma de Y; margen apical ampliamente en forma de V, con pincel de sedas lateralmente en cada costado de la carena *Rostrynnus*

- Tercio basal de la tibia posterior fuertemente estrecho y viéndose pellizcado, fémur posterior ampliamente expandido y aplanado, mostrándose en ambos lados de la tibia cuando las patas están plegadas; tergo 6 subcónico, fuertemente estrecho en el ápice como una proyección digitiforme o a manera de pico 15

- 15(14) Propleura alargada ventralmente, correspondiendo con el collar pronotal alargado para producir un gran cuello alargado; margen ventrolateral del tergo 6 cóncava a profundamente emarginada (Figura 56.11) *Dolichothynnus*

- Propleura y collar pronotal no inusualmente alargados; margen ventrolateral del tergo 6 ampliamente convexa ... *Atopothygnus*

- 16(11) Tergo 1 anteriormente cónico, subcónico o bilobado en vista dorsal (Figura 56.19) 17

- Tergo I anterior ampliamente redondeado 18

- 17(16) Tergo 6 con placa medial elevada, pequeña, semi-circular u ovoide, bordeado por carena y rodeada por una densa margen uniforme de sedas; esterno 6 usualmente en forma de embudo o apicalmente tubular; [para usualmente con marcas amarillas extensivas, particularmente en frente y vértice]..... *Telephoromyia*

- Tergo 6 con placa de borde carenado, grande, de forma irregular pero usualmente lobulada, con una franja esparcida irregular de sedas; esterno 6 apicalmente en forma de casco de caballo (Figura 56.10) *Brethynnus*

- 18(16) Tergo 5 con muesca profunda y estrecha apical y medialmente; tergo 6 a lo más visible solamente como una estrecha cresta en la muesca del tergo 5 (Figura 56.14); propleura abultada ventralmente *Spilothynnus*

- Tergo 5 sin muesca medial, o con emarginación profunda amplia en forma de C; tergo 6 grande, aplanado y notoriamente ovoide; propleura uniformemente convexa ventralmente 19



Figura 56.18



Figura 56.19

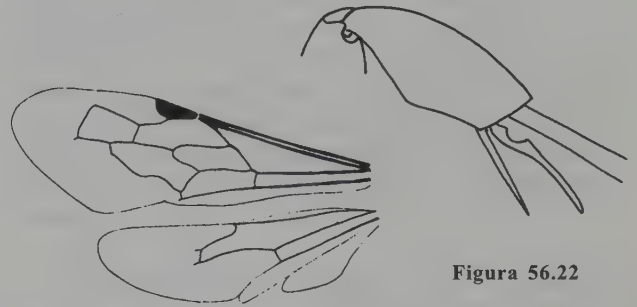


Figura 56.20

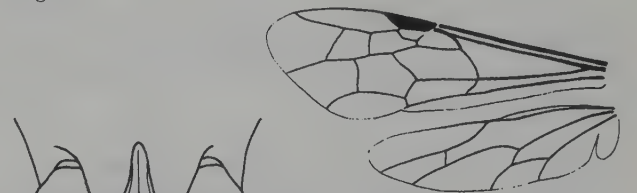


Figura 56.21



Figura 56.23

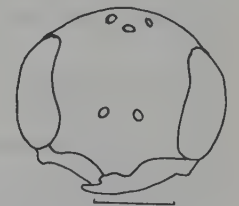


Figura 56.26

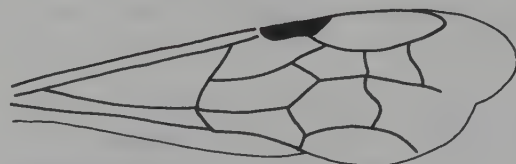


Figura 56.24



Figura 56.25

Figuras 56.18-56.26: 56.18 *Scotaena*; 56.19 *Telephoromyia*; 56.20 *Tiphinae*; 56.21 *Thynninae*; 56.22 *Myzininae*; 56.23 *Tiphinae*; 56.24 *Cosila*; 56.25 *Anthosila*; 56.26 *Anthosila*.

19(18) Ápice del tergo 6 dividido en dos lóbulos ampliamente redondeados por una profunda incisión medial, medialmente con sedas, con carena lateral aguda *Glottynnus*

- Ápice del tergo 6 sin incisión medial, apicolateralmente sedoso o limitado por carena lateral **20**

20(19) Cara extensamente amarilla; tergo 6 con placa posterior estrecha y alargada, 3 a 4 veces tan larga como ancha, marginada por una carena dorsalmente continua, dorsal y lateralmente con franja de sedas cortas, margen apical convexa o sinuosa (Figura 56.12) ... *Ammodromus*

- Cara marrón o con algunas marcas pálidas adyacentes a las antenas; tergo 6 subovoide, casi tan ancho como largo, con carena lateral parcial y surcado subdorsalmente con sedas asociadas, margen apical lateralmente con muesca *Parelaphroptera*

21(1) Ala posterior con lóbulo claval definido por una incisión clara (como en la Figura 56.20); esterno 8 unciforme, o simple en Anthoboscinae **22**

- Lóbulo claval del ala posterior escasamente indicado, sin una incisión (Figura 56.21); esterno 8 variado pero no unciforme (Thynninae) **36**

22(21) Frente con proyecciones o lóbulos proyectados por encima de los receptáculos antenales particularmente en vista dorsal **23**

- Frente sin proyecciones o lóbulos asociados con los receptáculos antenales **25**

23(22) Tibias media y posterior con un espolón, espolón tibial posterior interno con margen interna espinosa (Figura 56.3), sin muesca basal; ojo (del macho) no emarginado; Methochinae *Methocha*

- Tibia media y posterior con 2 espolones, espolón tibial posterior sin margen interna espinosa, frecuentemente con muesca basal (Figura 56.22); ojo del macho usualmente emarginado; Myzininae **24**

24(23) La mayoría de las especies brillantemente coloreadas con negro y amarillo; hembra con cuerpo de aspecto grueso, metasoma sésil; macho con ojo emarginado, epipigio plano y fuertemente bidentado apicalmente ... *Myzinum*

- Especies negras, azul metálico o púrpura, o negro y rojo; hembra con cuerpo alargado, tergo 1 del metasoma delgado, nodoso; macho con ojo no emarginado, epipigio convexo y redondo o emarginado apicalmente *Pterombrus*

25(22) Pronoto sin superficie horizontal posterior; celda marginal del ala anterior completa pero más corta que el estigma; cuerpo marrón pálido a negro, usualmente menos

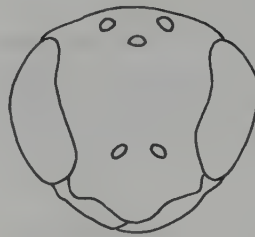


Figura 56.27



Figura 56.28



Figura 56.29

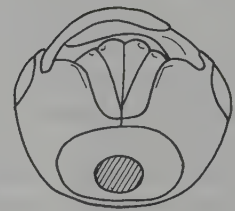


Figura 56.30

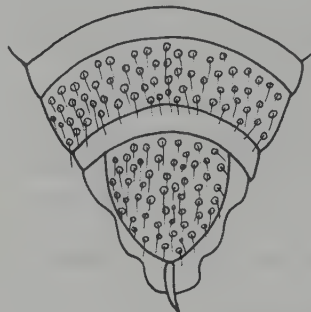


Figura 56.31



Figura 56.32



Figura 56.33

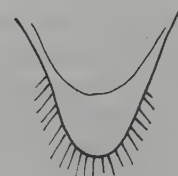


Figura 56.33



Figura 56.34

Figuras 56.27-56.35: 56.27 *Tiphiodes*; 56.28 *Paratiphia*; 56.29 *Megatiphia*; 56.30 *Paratiphia*; 56.31 *Neotiphia*; 56.32 *Epomidiop-teron*; 56.33 *Aelurus*; 56.34 *Scotaena*; 56.35 *Parelaphroptera*.

de 6 mm de largo; (Brachycistidinae) *Quemaya*
 - Pronoto con superficie horizontal posterior; celda marginal del ala anterior abierta o cerrada en la margen costal pero mas larga que el estigma; cuerpo color negro o negro con marcas amarillas, blancuzcas o rojizas, nunca marrón pálido; usualmente más de 6 mm de largo26

26(25) Tibia media con 2 espolones; metasterno sin placa subtriangular entre las lamelas mesopleurales; mesopleura sin omaulo; ala anterior de la hembra con celda marginal cerrada (como en la Figura 56.21); esterno apical del macho simple, no unciforme; (Anthoboscinae) 27

- Tibia media con un espolón; metasterno formando una placa subtriangular entre las lamelas mesopleurales (Figura 56.23); mesopleura con omaulo vertical; ala anterior de la hembra con celda marginal abierta en la margen costal (Figura 56.20); esterno apical del macho unciforme; (Tiphinae) 30

27(26) Pigidio de la hembra cubierto con sedas o espinas cortas, amplias, bastante inclinadas contra la superficie; macho con cresta sobre dos o mas flagelómeros; clípeo apical y medialmente extendido y redondeado; venas alares pálidas, blancuzcas *Calchaquila*

- Pigidio de la hembra entera o parcialmente cubierto con sedas largas, toscas, semierectas; machos sin cresta sobre flagelómeros; clípeo alargado o trunco apical y medialmente; venas alares oscuras28

28(27) Vena transversa medial (1cu-a) del ala anterior de la hembra no alineada con la vena basal; ala anterior del macho con la segunda vena recurrente alineada con la segunda vena intercubital (Figura 56.24) *Cosila*

- Vena transversa medial (1cu-a) del ala anterior de la hembra alineada con la vena basal; ala anterior del macho con la segunda vena recurrente recibida cerca de la mitad de la tercera celda submarginal, no alineada con la segunda vena intercubital (Figura 56.25) 29

29(28) Hembra con lóbulo femoral posterior extendido a lo largo de tres cuartas partes de la margen interna basal del fémur y flagelómero 4 más ancho que largo; clípeo del macho apical y medialmente trunco y algo emarginado (Figura 56.26) *Anthosila*

- Hembra con lóbulo femoral posterior extendido a lo largo de de la mitad o menos de la margen interna basal del fémur y flagelómero 4 más largo que ancho; clípeo del macho apical y medialmente redondeado (Figura 56.27)
 *Tiphiodes*

30(26) Tergo 1 liso, sin carena transversa31

- Tergo 1 con carena transversa submedial (Figura 56.28)
 33



Figura 56.36



Figura 56.40



Figura 56.41



Figura 56.43



Figura 56.37

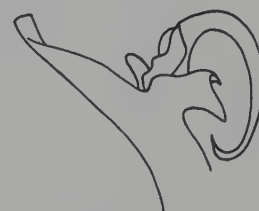


Figura 56.38



Figura 56.39



Figura 56.42



Figura 56.44

Figuras 56.3-56.44: 56.36 *Ornepetes*; 56.37 *Rostrynnus*; 56.38 *Elaphroptera*; 56.39 *Upa*; 56.40 *Brethynnus*; 56.41 *Ammodromus*; 56.42 *Upa*; 56.43 *Zeena*; 56.44 *Brethynnus*.

- 31(30)** Esterno 1 con gancho pequeño o proyección ventral cerca de la base; tibia posterior con fóvea pequeña subapicalmente en la superficie interna (Figura 56.29) *Megatiphia*
- Esterno 1 sin gancho o proyección ventral (Figura 56.28); tibia posterior sin fóvea sobre la superficie interna.....**32**
- 32(31)** Fosa oral más la placa oral, más larga que ancha (como en la Figura 56.30); esterno 5 del macho con pequeño denticulo lateral; margen apical del esterno 6 del macho con muescas, pareciendo trilobulado *Mallochia*
- Fosa oral más la placa oral considerablemente más ancha que larga; esterno 5 del macho sin denticulos laterales; margen apical del esterno 6 del macho uniformemente curvo sin muesca lateral *Tiphia*
- 33(30)** Tergo 1 con parche ovoide plano lateral como felpa (Figura 56.28); esterno 7 del macho agrandado y rodeando parcialmente el tergo apical *Paratiphia*
- Tergo 1 sin parche ovoide plano lateral; esterno 7 del macho no agrandado o rodeando parcialmente el tergo apical (excepto en *Epomidiopteron*) **34**
- 34(33)** Propodeo sin carena transversa aislando la superficie dorsal de la posterior (Figura 56.32); cuerpo con claras marcas amarillas (Figura 56.32); ala anterior con 3 celdas submarginales; tergo 1 ampliamente unido al 2 (Figura 56.32); borde apical del esterno 7 del macho sin muesca lateral, expandido dorsalmente [tergo apical parcialmente redondeado] *Epomidiopteron*
- Propodeo con carena transversa separando la superficie dorsal de la posterior; cuerpo sin marcas amarillas; ala anterior con 1 o 2 celdas submarginales; tergos 1 y 2 con constricción en su unión; borde apical del esterno 7 del macho con muesca lateral, pareciendo casi trilobado ... **35**
- 35(34)** Tergos 2-5 cada uno con banda apical ancha, altamente pulida, sin sedas y translúcida (Figura 56.31) *Neotiphia*
- Tergos 2-5 sin bandas apicales apreciables ... *Krombeinia*
- 36(21)** Ápice del hipopigio uniformemente curvo y margen apical espinosa (Figura 56.33); cavidades coxales posteriores continuas con receptáculo peciolar, no encerradas por la extensión de los lóbulos metasternal y metapleural (Rhagigasterini) *Aelurus*
- Ápice del hipopigio dentado o estrechamente redondeado, sin espinas marginales; cavidades coxales posteriores encerradas, separadas del receptáculo peciolar por extensiones de los lóbulos metasternal y metapleural **37**
- 37(36)** Epipigio redondeado y constreñido hacia el ápice con borde apical acampanado, usualmente sin carenas (Figura 56.34); edeago (e) con lóbulo medio redondeado y lóbulos laterales membranosos parecidos a alas (Figuras 56.35, 56.36, 56.37); (Scotaenini) **38**
- Epipigio un poco trunco apicalmente, no constreñido, con carena lateral claramente indicada; edeago con ápice alargado como una tira, sin lóbulos laterales membranosos (Figuras 56.38, 56.39, 56.40); (Elaphropterini)**41**
- 38(37)** Segunda vena recurrente del ala anterior originada en o cerca de la segunda vena transcubital; hipopigio con diente medial agudo, alargado o en forma de púa *Parelaphroptera*
- Segunda vena recurrente del ala anterior originada cerca de la línea media de la tercera celda submarginal; hipopigio apicalmente redondeado, angulado, tridentado o bidentado, sin diente medial alargado o en forma de púa **39**
- 39(38)** Pronoto sin carena transversa anterior, uniformemente redondeado; ápice clipeal ampliamente trunco; hipopigio medialmente marginado, ampliamente subtrunco **40**
- Pronoto con carena o prominencia redondeada anterior transversa; ápice clipeal estrechamente alargado y trunco, ó ancho con muesca superficial o profunda; hipopigio apicalmente trilobulado, ligulado o con un pequeño ángulo apicomedial **44**
- 40(39)** Hipopigio apical y medialmente marginado o ampliamente subtrunco; lengua raramente proyectada, galea y lacinia cortas y débilmente esclerotizadas *Anodontyra*
- Hipopigio apicalmente redondeado y en forma de casco de caballo; lengua usualmente proyectada; galea y lacinia alargadas y muy esclerotizadas, galea con lóbulo dorso-apical alargado y agudo *Glottynnus*
- 41(37)** Hipopigio apicalmente tridentado o trilobulado *Pseudelaphroptera*
- Hipopigio apicalmente redondeado o algunos con ángulo apicomedial pequeño (*Ornepetes*) **42**
- 42(41)** Ápice clipeal se extiende en un lóbulo medial trunco, alargado y estrecho *Rostrynnus*
- Ápice clipeal corto y en la parte apical y media, ampliamente cóncavo o con una muesca **43**
- 43(42)** Hipopigio con ángulo apicomedial pequeño o diente; tibia posterior sin una fila clara de pequeñas proyecciones o dientes a lo largo del margen posterior (vista de perfil) *Ornepetes*
- Hipopigio sin ángulo medial o diente; tibia posterior con fila distinguible de proyecciones o sierras a lo largo de la margen posterior (vista de perfil) *Scotaena*
- 44(39)** Margen posterior de la cabeza fuertemente cóncavo en vista dorsal; clipeo irregularmente esculturado, y fuertemente abultado dorsomedialmente, con emarginación

- apical subtriangular amplia y superficial (Figura 56.41) *Ammodromus*
- Margen superior de la cabeza plano o solo ligeramente cóncavo en vista dorsal; clipeo relativamente liso entre punturas, no abultado dorsomedialmente, ápice variadamente modificado 45
- 45(44)** Ápice del hipopigio trilobulado, unidentado, tridentado o en forma de triángulo agudo 46
- Ápice del hipopigio redondeado, truncado o bilobulado ... 47
- 46(45)** Mandíbulas distinguiblemente dobladas y anguladas medialmente, algo acodadas, usualmente con diente o ángulo pequeño sub-basal; clipeo amplia y por lo general superficialmente emarginado apicalmente; cuerpo sin marcas amarillas *Elaphroptera*
- Mandíbulas máximo ligeramente curvas medialmente, no anguladas o acodadas, sin ángulo o diente pequeño sub-basal; clipeo ligeramente cóncavo apicomedialmente; cuerpo con marcas amarillas *Mesothynnus*
- 47(45)** Pronoto sin superficie dorsal delimitada discreta; clipeo algo abultado alrededor de una depresión apicomedial, ápice estrecho y como mucho ligeramente indentado *Argenthynnus*
- Pronoto con superficie dorsal discreta, delimitada anteriormente por una carena o prominencia redondeada transversa; clipeo uniformemente convexo, sin depresión apicomedial, ápice variable pero generalmente emarginado ... 48
- 48(47)** Hipopigio apicalmente bidentado o bilobulado, si aparentemente redondeado apicalmente entonces mandíbulas tridentadas 49
- Hipopigio apicalmente redondeado o truncado, y mandíbulas siempre bidentadas 50
- 49(48)** Mandíbulas apicalmente tridentadas; clipeo apicomedialmente emarginado, con una emarginación pulida arriba, en forma de bisel, usualmente proyectado por una cresta *Telephoromyia*
- Mandíbulas apicalmente bidentadas; clipeo apicomedialmente trilobado, con dos pequeños lóbulos o proyecciones encima (Figura 56.42) *Upa*
- 50(48)** Clipeo medialmente alargado, con ápice proyectado y trunco; mandíbulas delgadas y alargadas con un solo diente pequeño sub-apical; labro con un «cuello» basal alargado *Chrysothynnus*
- Clipeo medialmente no alargado, trunco, con el ápice superficialmente emarginado a profundamente hendido; mandíbulas robustas con dientes grandes subapicales; labro sin «cuello» basal largo 51
- 51(50)** Clipeo proyectándose apicomedialmente en un pequeño lóbulo redondeado *Atopothygnus*
- Clipeo apicomedialmente trunco o emarginado, no proyectado en un pequeño lóbulo redondeado 52
- 52(51)** Ápice femoral posterior ventralmente lobulado sobre cada lado de la unión femorotibial, lóbulos asimétricos cuando son vistos posteriormente, con superficie posterior aplanada, lóbulo interno más largo (Figura 56.43) 53
- Ápice femoral posterior generalmente no expandido en lóbulos obvios sobre cada lado de la unión femorotibial, o si lobulado entonces lóbulos simétricos en vista posterior, usualmente sin superficie posterior aplanada ... 54
- 53(52)** Ápice clipeal medialmente emarginado, con una superficie subtriangular pulida en forma de bisel y encima de la muesca *Zeena*
- Ápice clipeal trunco, superficialmente convexo o emarginado pero sin superficie subtriangular en forma de bisel como arriba *Merithynnus*
- 54(52)** Parte subapical del clipeo deprimida transversalmente, ápice proyectado un poco anteriormente y trunco o superficialmente emarginado medialmente; mandíbula con diente o ángulo sub-basal agudo (Figura 56.44) *Brethynnus*
- Clipeo no deprimido transversalmente, ápice con emarginación amplia y superficial o profunda y estrecha; mandíbulas sin diente o ángulo sub-basal o con diente delgado alargado 55
- 55(54)** Clipeo ampliamente trunco en el ápice, muy superficialmente cóncavo en la parte media; mandíbulas delgadas y fuertemente curvas medialmente volviéndose mucho más anchas en el diente subapical *Eucyrtothygnus*
- Clipeo estrecho apicalmente, emarginado superficial o profundamente; mandíbulas ensanchadas submedialmente o casi tan anchas submedialmente como en el diente subapical 56
- 56(55)** Clipeo con diente medial agudo; escudelo con carena transversa antes de la margen posterior, margen posterior notoriamente en declive *Spilothygnus*
- Clipeo sin diente medial; escudelo llanamente aplanado hasta la margen posterior aguda, sin carena transversa *Dolichothygnus*

Subfamilias de Tiphidae

Anthoboscinae

Esta es una subfamilia primariamente del Hemisferio Sur, con muchas especies en Australia y África. La subfamilia es más rica en especies en Brasil y Argentina. No se conoce ninguna especie de Centroamérica, aunque sí de Colombia. Cuatro géneros han sido descritos para el Neotrópico, *Calchaquila* Genise, *Cosila* Guérin de Méneville, *Tiphiodes* Brèthes y *Anthosila* Genise, pero la validez de estos grupos debe ser examinada observando la fauna global. El dimorfismo sexual es ligero. Las hembras tienen antenas algo enrolladas y cuerpos más robustos que los machos. Los machos tienden a ser más pequeños y delgados que las hembras y con antenas rectas. Los machos y las hembras son usualmente negros con marcas amarillas, rojas y/o blanquecinas. Las larvas son probablemente ectoparasitoides de larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera), pero no hay registros publicados de hospederos.

Brachycistidinae

Alguna vez se pensó que esta subfamilia estaba restringida a regiones áridas del oeste de Norteamérica. Sin embargo, una especie en el género *Quemaya* Pate ha sido encontrada en Costa Rica y el norte de Colombia. El dimorfismo sexual es extremo; machos alados y hembras ápteras; ambos sexos son de pálidos a marrón oscuro. Los adultos braquicistidinos son usualmente nocturnos, pero la especie neotropical de *Quemaya* es profundamente coloreada con ocelos pequeños, lo cual sugiere que puede ser diurna. Las larvas son probablemente ectoparasitoides de larvas de pequeños Scarabaeoidea (Coleoptera), pero no se conoce ningún hospedero para algún miembro de la subfamilia. El género *Quemaya* es revisado por Kimsey y Wasbauer (1996).

Methochinae

La subfamilia Methochinae comprende dos géneros, *Methocha* Latreille y *Karlissa* Krombein. *Karlissa* está restringido a Indoaustralia. Hay relativamente pocas especies de *Methocha* descritas de las Américas, y no se ha revisado el grupo. El dimorfismo sexual es extremo; machos alados y hembras

ápteras y parecidas a hormigas. Los machos usualmente negros, y las hembras mayormente negras y/o rojas. Larvas ectoparasíticas de larvas de Cicindelinae (Coleoptera: Carabidae).

Myzininae

Subfamilia ampliamente distribuida, comprende dos géneros, *Myzinum* Latreille y *Pterombrus* Smith, en el Neotrópico. En esta subfamilia ambos sexos son alados. Estos géneros son notoriamente diferentes de los demás. Las especies de *Pterombrus* son generalmente negras, con unas pocas presentando reflejos metálicos o metasoma rojo, y frecuentemente con alas maculadas; son relativamente largas y delgadas, y raramente de más de 1 cm. Las especies de *Pterombrus* no han sido revisadas. Las especies de *Myzinum* tienen cuerpos alargados y delgados en los machos y de apariencia robusta en las hembras. Ambos sexos están brillantemente marcados con amarillo o blanquecino, y menos comúnmente con rojo o naranja. La mayoría de especies de *Myzinum* son de más de 1 cm. Krombein (1942) revisa algunas de las especies caribeñas. Las larvas son ectoparasitoides de larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera) que viven en la tierra.

Thynninae

Los miembros de esta subfamilia son primariamente de Sudamérica y Australasia. Los Thynninae americanos consisten en tres tribus, Rhagigasterini, Elaphropterini y Scotaenini; las últimas dos son endémicas para el Neotrópico. Estas son generalmente avispa brillantemente coloreadas, con negro como color base y marcas extensas rojas, blancas y amarillas. Unas pocas especies no poseen marcas.

En la Región Neotropical, la tribu Rhagigasterini está representada por el género *Aelurus* Klug, el cual es primariamente sudamericano, extendiéndose hacia el norte con una especie dentro de altas latitudes en Costa Rica y Panamá. Hay 14 géneros de Elaphropterini en esta región, incluyendo *Ammodromus* Guérin de Méneville, *Argenthygnus* Genise, *Atopothygnus* Kimsey, *Brethygnus* Genise, *Chrysothygnus* Turner, *Dolichothygnus* Turner, *Elaphroptera* Guérin de Méneville, *Eucyrtothygnus* Guérin de Méneville, *Merithy-*

nnus Kimsey, *Mesothynnus* Kimsey, *Spilothynnus* Ashmead, *Telephoromyia* Guérin de Méneville, *Upa* Kimsey y *Zeena* Kimsey. La tribu Scotaenini consiste en siete géneros, *Anodontyra* Westwood, *Glottynnus* Genise, *Ornepetes* Guérin de Méneville, *Parelaephroptera* Turner, *Pseudelaphroptera* Ashmead, *Rostrynnus* Genise y *Scotaena* Klug.

El dimorfismo sexual es extremo en la subfamilia; los machos son bien alados y las hembras son ápteras y parecidas a hormigas. Los machos varían desde negro hasta extensivamente marcados con amarillo o blanco y rojo o naranja. Las hembras son usualmente marrón sin marcas brillantes, y pocas especies, particularmente en *Eucyrtothynnus* y *Brethynnus* son brillantemente coloreadas con amarillo. Las larvas son ectoparasitoides de larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera).

Tiphiinae

Este es un grupo cosmopolita. La gran diversidad genérica se encuentra en América. Hay siete géneros neotropicales: *Epomidiopteron* Romand, *Krombeinia* Pate, *Mallochessa* Allen, *Megatiphia* Kimsey, *Neotiphia* Malloch, *Paratiphia* Sichel y *Tiphia* Fabricius. *Epomidiopteron* es el único género en la subfamilia con marcas amarillas, y se confunden frecuentemente con especies del género *Myzinum* (Myzininae). Miembros de los otros géneros son negros a negro azulado, con marcas blancas ocasionales en la cara. El dimorfismo sexual es ligero a moderado; los dos sexos son alados. Las larvas son ectoparasitoides de las larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera).

Literatura citada

- Allen, W. H. 1964. New species of *Tiphia* from Panama. *Notulae Naturae* 371:1-6.
- Allen, W. H. 1966. The genus *Epomidiopteron* Romand (Hymenoptera: Tiphidae). *Entomological News* 77:205-211.
- Allen, W. H. 1968. A monographic study of the genus *Paratiphia*. *Transactions of the American Entomological Society* 94:25-109.
- Allen, W. H. 1970. *Tiphia* of the West Indies (Hymenoptera: Tiphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 72:252-269.
- Allen, W. H. 1972. A monographic study of the subfamily Tiphinae (Hymenoptera: Tiphidae) of South America. *Smithsonian Contributions to Zoology* 113:1-76.
- Allen, W. H. y K. V. Krombein. 1961. *Tiphia* of Cuba and Hispaniola (Hymenoptera: Tiphidae). *Transactions of the American Entomological Society* 87:57-66.
- Allen, W. H. y K. V. Krombein. 1964. A revision of *Neotiphia* Malloch and *Krombeinia* Pate (Hymenoptera: Tiphidae). *Transactions of the American Entomological Society* 89:211-275.
- Brothers, D. J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin* 50:483-648.
- Brothers, D. J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* 28:233-249.
- Brothers, D. J. y J. M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *Journal of Hymenoptera Research* 2:227-301.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw Hill, New York.
- Genise, J. 1984. Las Anthoboscinae neotropicales y comentarios sobre la diversidad de la subfamilia. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 43:195-220.
- Genise, J. 1992. Las especies conocidas de Tiphidae de la Argentina y países vecinos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 50:277-329.
- Genise, J. y L. S. Kimsey. 1991. New genera of South American Thynninae. *Psyche* 98:57-69.
- Genise, J. y L. S. Kimsey. 1993. Revision of the South American thynnine genus *Elaphroptera* Guérin. *Journal of Hymenoptera Research* 2:195-220.
- Janvier, H. 1933. Étude biologique de quelques hyménoptères du Chili. *Thèses à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris* 16:210-356.
- Kimsey, L. S. 1991a. Additional new genera of South American Thynninae. *Psyche* 98:71-80.
- Kimsey, L. S. 1991b. Relationships among the tiphid wasp subfamilies. *Systematic Entomology* 16:427-438.
- Kimsey, L. S. 1991c. Revision of the South American genus *Aelurus*. *Systematic Entomology* 16:223-237.
- Kimsey, L. S. 1992. Phylogenetic relations among the South American thynnine tiphid wasps. *Systematic Entomology* 17:133-144.
- Kimsey, L. S. 1993. An unusual new tiphid genus from Peru and a key to the American genera of Tiphidae. *Pan-Pacific Entomologist* 69:213-217.
- Kimsey, L. S. 1996a. Revision of the South American thynnine genus *Upa*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:55-63.
- Kimsey, L. S. 1996b. Phylogenetic relationships of the thynnine wasp tribe Rhagigasterini. *Journal of Hymenoptera Research* 5:80-99.
- Kimsey, L. S. y M. S. Wasbauer. 1996. Revision of the American tiphid genus *Quemaya* Pate. *Journal of Hymenoptera Research* 7:38-47.
- Krombein, K. V. 1937. Studies in the Tiphidae. I. a review of the genera of Myzininae. *Annals of the Entomological Society of America* 30:27-30.
- Krombein, K. V. 1942. Studies in the Tiphidae. V. A revision of the West Indian Myzininae. *Revista de Entomologia* 13:308-353.
- Krombein, K. V. 1976. Three new neotropical *Pterombrus* with

- description of the diapausing larva. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 78:361-368.
- Lloyd, D. C. 1951. Biological observations of some thynnids of western Patagonia. *Bulletin of Entomological Research* 42:707-719.
- Toro, H. y C. Carvajal. 1989. Ajuste genital en la cópula de Thynninae. *Acta Entomológica Chilena* 15:123-130.
- Toro, H. y S. Elortegui. 1994. Ajuste genital en la cópula de Thynninae, parte 2: *Elaphroptera nigripennis* (Smith). *Revista Chilena de Entomología* 21:125-134.
- Toro, H., J. C. Magunacelaya y E. de la Hoz. 1979. Factores mecánicos en la aislación reproductiva de Thynninae. *Acta Zoologica Lilloana* 35:475-498.
- Williams, F. 1928. Studies on Tropical wasps – their hosts and associates. *Bulletin of the Hawaii Sugar Planters Association Experiment Station, Entomology* 19:1-179.

CAPÍTULO 57

Superfamilia Proctotrupoidea

L. Masner

Diagnosis

A causa de su diversidad taxonómica, esta superfamilia es difícil de definir morfológicamente. Sin embargo, todos los miembros están fuertemente esclerotizados y no presentan coloraciones metálicas. Antena aparece insertada bastante arriba del clípeo y presenta un número constante de flagelómeros (a nivel genérico y específico); ambos sexos carecen de

sensilas placoides longitudinales y las hembras carecen de sensilas basicónicas en los segmentos clavales; ala anterior generalmente con celda costal cerrada; segmento metasomal I con el tergo y el esterno fusionados, segmento metasomal VII normalmente desarrollado; espiráculo metasomal presente; el ovipositor puede ser interno o externo; si el ovipositor es externo, se encuentra cubierto por vainas fuertemente esclerotizadas, siempre saliendo del ápice del metasoma (Masner 1993, 1995).

Filogenia

Formalmente, los «proctotrupoideos» se clasifican en dos superfamilias, las cuales aún presentan problemas sin resolver. Dentro de la superfamilia, al parecer, dos grupos forman unidades más naturales: Pelecínidae, Vanhorniidae, Proctotrupidae, Heloridae, Peradeniidae, y Roproniidae en un grupo, y Monomachidae, Austroniidae y Diapriidae en el otro (Masner 1993). La superfamilia aparentemente es muy antigua. Estudios filogenéticos establecen que Pelecínidae y Proctotrupidae probablemente están relacionados (Gibson 1985; Rasnitsyn 1988), pero las relaciones de los restantes Proctotrupoidea (*s. str.*) aún no son claras. Las familias Monomachidae y Diapriidae no presentan apomorfías consolidadas, ya que éstas se encuentran presentes en otros proctotrupoideos (Gibson 1985), apareciendo como una agrupación artificial (Gauld y Hanson 1995). Sin embargo, se ha sugerido que Diapriidae es el grupo hermano de Cynipoidea (Rasnitsyn 1988). Igualmente, las relaciones filogenéticas de Proctotrupoidea con otras superfamilias también se encuentran sin resolver, por ejemplo para Gibson (1985, 1999), Proctotrupoidea y Platygastroidea comparten

ciertas características con Pelecínidae + Proctotrupidae + Vanhorniidae.

Debido al amplio desacuerdo sobre la clasificación de estos grupos y teniendo en cuenta las sugerencias de Naumann y Masner (1985) con respecto a lo prematuro de especular sobre la filogenia de las familias de Proctotrupoidea, Gauld y Hanson (1995) optaron por seguir otros trabajos como Gauld y Bolton (1988) y Borror *et. al.* (1989) tratando a todas estas familias como una sola superfamilia, en espera de que una clasificación más robusta sea propuesta.

Biología y distribución

Los proctotrupoideos son principalmente parasitoides de saprófagos, micófagos, o de insectos carnívoros que se desarrollan en la hojarasca, en hongos, en el suelo, en madera en descomposición y en situaciones similares. La biología y los hospederos de la superfamilia son tan diversos como su morfología. Los miembros de la mayoría de las familias son principalmente parasitoides cenobiontes, y se desarrollan en diversos Coleoptera (larvas) y Diptera (larvas y pu-

pas), rara vez parasitan «Symphyta» o Neuroptera. Diapriidae y Monomachidae, al parecer, están restringidos principalmente a Diptera, aunque muy pocas especies de Diapriidae parasitan también Coleoptera o Formicidae, e *Ismarus* (Diapriidae) es hiperparasitoide de Homoptera a través de Dryinidae (Masner 1993, 1995).

Proctotrupoidea comprende dos familias ampliamente distribuidas y equitativamente ricas en especies, Diapriidae y Proctotrupidae, y siete familias pequeñas, las cuales, en su mayoría, solo representan un género cada una y son consideradas,

morfológicamente, grupos aislados (Masner 1993, 1995). Alrededor de 2.500 especies han sido descritas para la fauna mundial, pero se estiman alrededor de 6.000 (Masner 1993).

Referencias

Claves para familias de Proctotrupoidea s. l. en Naumann y Masner (1985). Johnson (1992) ofrece el catálogo de especies del mundo.

Clave para las familias de Proctotrupoidea del Nuevo Mundo

1 Cuerpo entre 20-70 mm de largo (Figura 57.1A, B); tarsómero 1 de la pata posterior más corto que el 2 (Figura 57.2); vena Rs del ala anterior bifurcada (Figura 57.3) ...

.....**Pelecinidae**

- Cuerpo más corto, menos de 20 mm de longitud; tarsómero 1 de la pata posterior más largo que el 2; vena Rs del ala anterior no bifurcada o ausente2

2(1) Mandíbulas exodontas, los ápices no se tocan cuando se cierran (Figura 57.4A); tergo 1 del metasoma (*sintergo*) es el más grande (Figura 57.5); ovipositor se dirige hacia la región anterior entre las patas y se alberga en un surco ventral presente en el metasoma (Figura 57.5)

.....**Vanhorniidae**

- Mandíbulas endodontas, los ápices se tocan o se cruzan cuando se cierran, las mandíbulas rara vez reducidas o ausentes (Figuras 57.4B, C, D); tergo 1 del metasoma no es el más grande, pero con frecuencia es largo, cilíndrico y en algunos Proctotrupidae está cubierto dorsalmente por un sintergo y es visible solo a los lados; el ovipositor se dirige hacia atrás o se curva hacia abajo, o puede estar interno3

3(2) Tergo 2 del metasoma igual al tergo 3 (Figuras 57.6A, B, C)

.....**Monomachidae**

- Tergo 2 del metasoma (verdadero o aparente) varias veces más largo que el tergo 3 (Figuras 57.7A, B, C)4

4(3) Escapo alargado, al menos 2.5 veces más largo que ancho (Figura 57.8A); cabeza en vista lateral con una repisa antenal usualmente bien definida (Figura 57.8A); ala anterior con estigma lineal o como una mancha (Figura 57.9A, B), o rara vez sin venación

.....**Diapriidae**

- Escapo corto, a lo sumo 2.2 veces más largo que ancho (Figura 57.8B); cabeza sin repisa antenal (Figura 57.8B); ala anterior con estigma alargado o engrosado (Figuras 57.9C, D, E)5

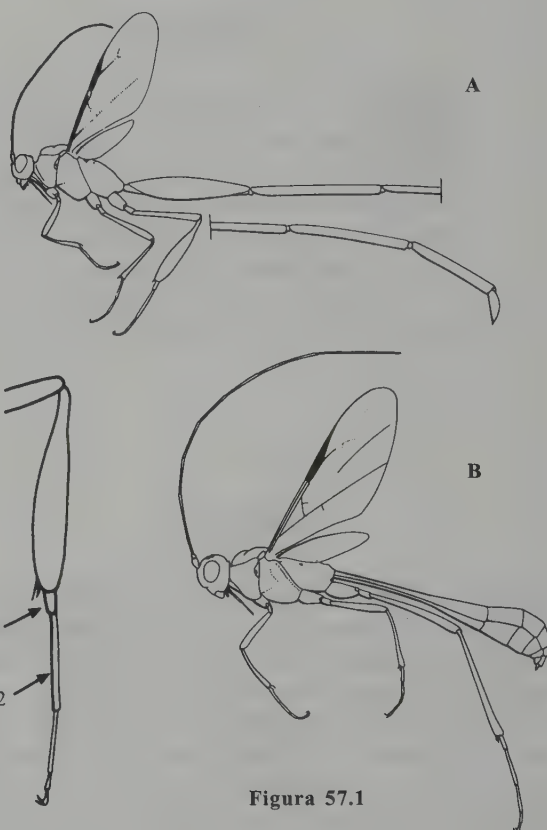


Figura 57.1



Figura 57.2

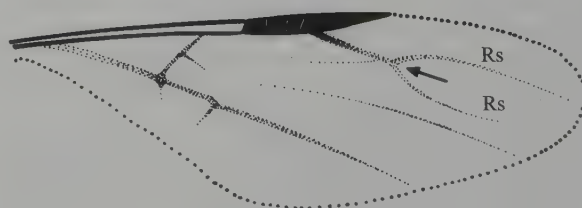


Figura 57.3

5(4) Antena con 11 flagelómeros, rara vez 10; ala anterior con la celda media (M) no definida, con el intercepto basal de la vena Rs+M nebuloso o ausente (Figura 57.10) **Proctotrupidae**

- Antena con 14 (incluyendo un artejo en forma de anillo) o 12 flagelómeros; ala anterior con la celda media (M) definida, con el intercepto basal de la vena Rs+M presente como una vena tubular (Figura 57.11) **Heloridae**

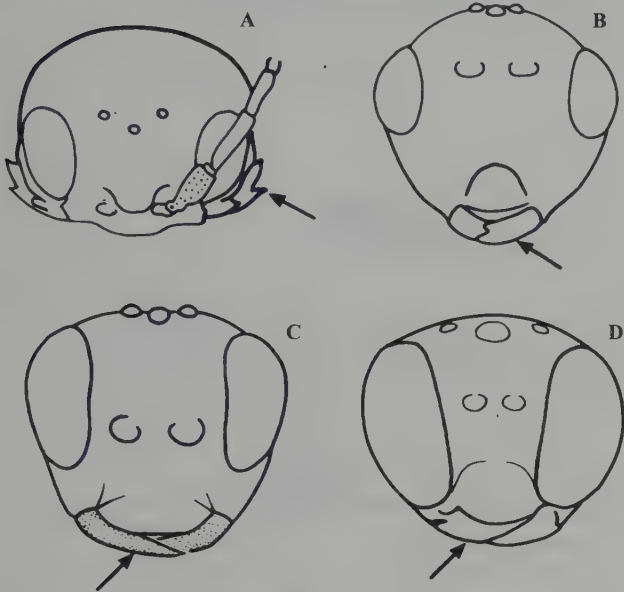


Figura 57.4

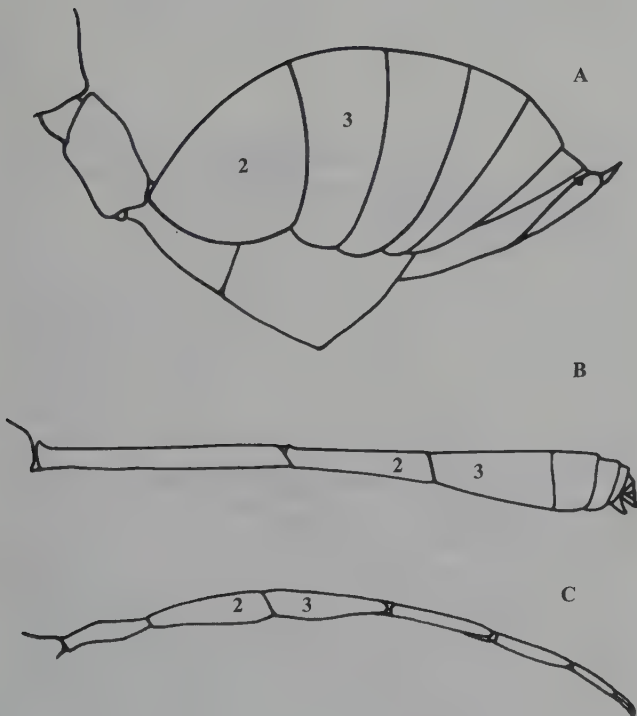


Figura 57.6

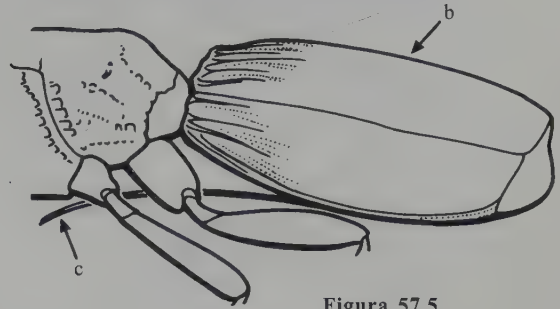


Figura 57.5

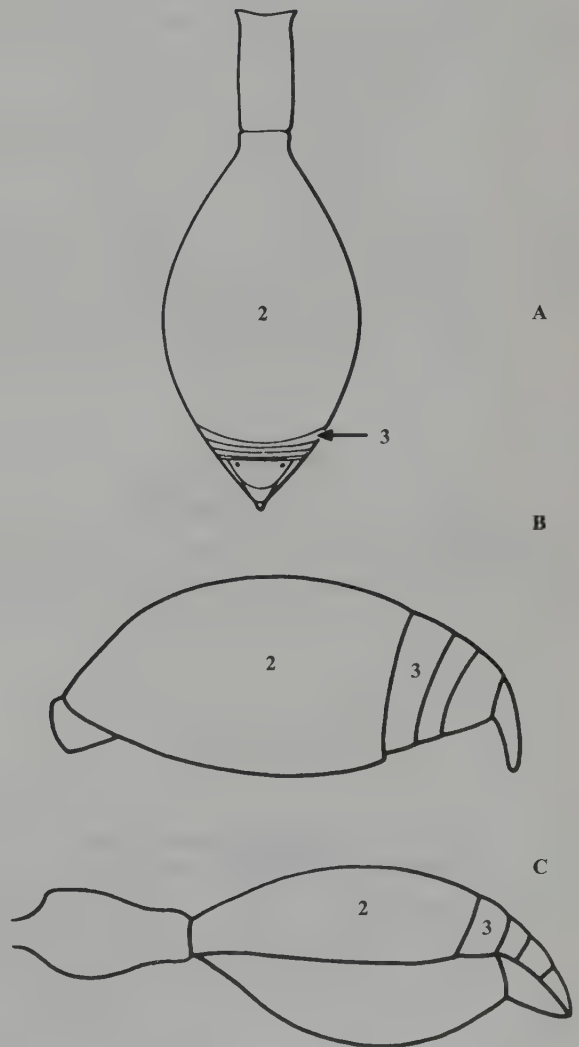


Figura 57.7

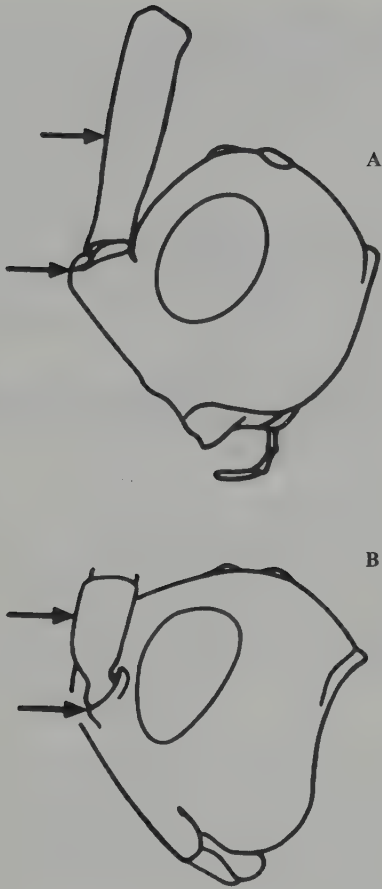


Figura 57.8

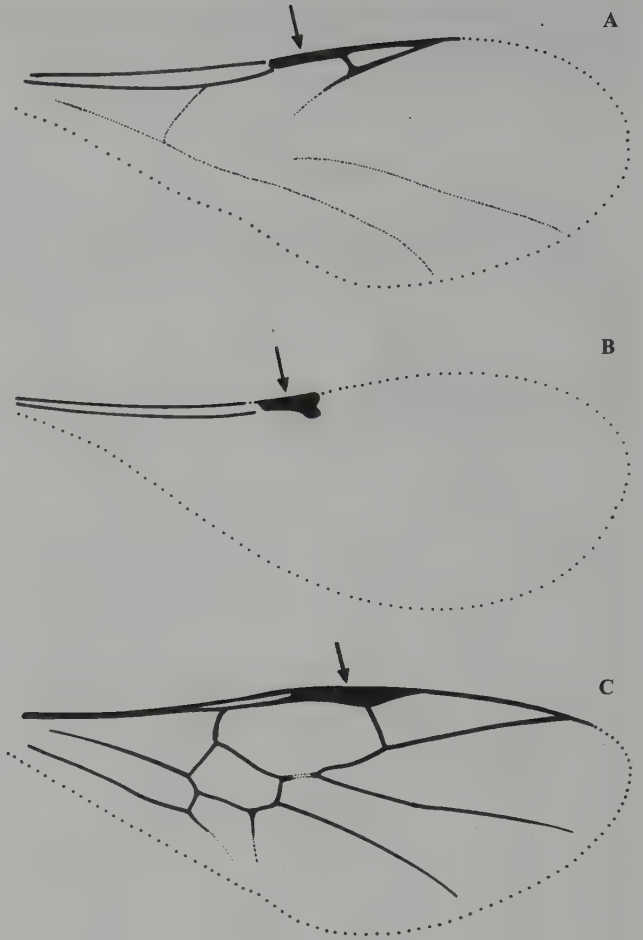


Figura 57.9



Figura 57.10

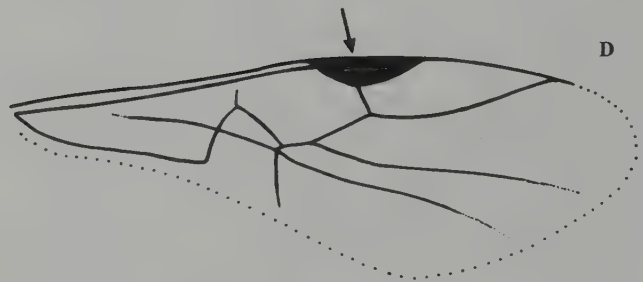
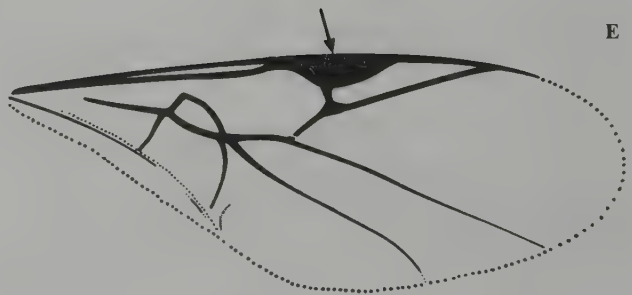


Figura 57.11



CAPÍTULO 58

Familia Proctotrupidae

L. Masner

Diagnosis

Longitud del cuerpo entre 3 y 10 mm; generalmente robustos, negros y lisos, excepto el propodeo. Mandíbula usualmente unidentada, antena filiforme, con 11 flagelómeros en ambos sexos; ala anterior con un estigma grande y dos celdas cerradas (costal y radial) formadas por venas tubulares, y por otras venas nebulosas; sutura transcutal (entre la tégula) ausente; metasoma en vista lateral más o menos curvo, con el ápice curvo hacia abajo en las hembras; tergo 1 del metasoma y esterno 1 se fusionan y forman el peciolo, y éste se fusiona posteriormente con el esterno 2 (peciolo algunas

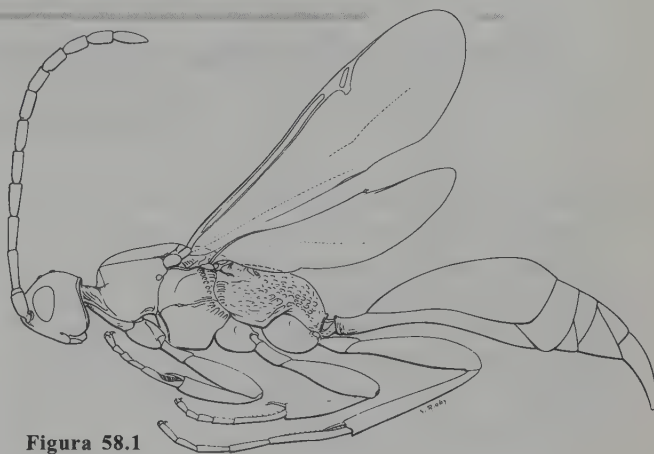


Figura 58.1

veces es sobrelapado por la margen anterior del sintergo); tergos 2 a 4 fusionados en un sintergo; todos los tergos en vista lateral sobrelapan los esternos; ovipositor de la hembra con vainas fuertemente esclerotizadas (Figura 58.1).

Biología y distribución

La mayoría de las especies son endoparasitoides solitarios de larvas de Coleoptera que viven en la hojarasca y en madera en descomposición; algunas especies parasitan larvas de Mycetophilidae (Diptera). Se presenta el parasitismo gregario y se considera como una adaptación secundaria. En todas las especies hay una característica particular en el modo como emerge del hospedero. La larva del parasitoide pupa fuera del hospedero pero permanece conectada a él por la parte final posterior de la superficie ventral, como en los Pelecinidae. Una membrana delgada (pero no el capullo) se forma en la pupa del parasitoide. Los adultos son comunes en hábitat lluviosos y sombreados. Los machos generalmente son capturados con trampas malaise, las hembras con trampas de caída o pan.

Townes y Townes (1981) reconocen tres subfamilias: Vanhorniinae, Austroserphinae (=Acanthoserphinae) y

Proctotrupinae. Aquí Vanhorniinae se trata como una familia aparte, cercana a Proctotrupidae. Proctotrupidae contiene 27 géneros descritos a nivel mundial, ocho de ellos de distribución neotropical (Arias 2003).

Austroserphinae

Contiene tres géneros y pocas especies en Australia, Nueva Guinea y Sudamérica; representan un grupo antiguo con la venación alar más completa, aunque muchas de las venas (M, Rs+M, Cu) son solo nebulosas; el escapo tiene una o dos proyecciones agudas; y las mandíbulas son más vestigiales. *Austroserphus* tiene el ovipositor y las vainas encerrados en una larga extensión en forma de canal en el esterno apical, que se presume es usada para penetrar o perforar durante la oviposición. *Austrocodrus* se conoce de una especie neotropical (Arias 2003).

Proctotrupinae

na mundial se estima en unas 1.200 especies.

Es la subfamilia más grande, con 24 géneros (Johnson 1992), con hábitos muy uniformes alrededor del mundo (Masner 1993). Se conocen siete géneros en el Neotrópico (Arias 2003). La familia contiene 310 especies descritas, pero la fau-

Referencias

Townes y Townes (1981) revisan las especies del mundo.

Clave para los géneros de Proctotrupidae del Nuevo Mundo

Modificada de Masner 1995

- 1 Notaulo frecuentemente presente, usualmente corto y algunas veces representado por un foso anterolateral; metasoma usualmente subsésil; metapleura usualmente con una gran área lisa (*Cryptoserphini*) 2
- Notaulo ausente o representado por una impresión superficial, no como un surco definido; metasoma peciolado; metapleura con una gran área lisa mucho más pequeña o ausente (*Proctotrupini*) 6
- 2(1) Ala anterior con Rs forma una curva oblicua o casi vertical hasta alcanzar R directamente desde la parte inferior del pterostigma, sin un lado vertical descendiendo desde el pterostigma *Brachyserphus*
- Ala anterior con Rs descendiendo verticalmente desde la esquina inferior del pterostigma, entonces gira en un ángulo agudo oblicuamente hacia R, sin un lado vertical descendiendo desde el pterostigma 3
- 3(2) Surco incompleto atraviesa anterior y posteriormente la mitad de la mesopleura; el propodeo llega más allá de la mitad de la coxa posterior; parte frontal superior del área lisa de la metapleura sin una cresta que se extienda hacia arriba de la margen lateral del propodeo *Fustiserphus*
- Surco completo atraviesa anterior y posteriormente la mitad de la mesopleura; el propodeo nunca llega más allá de la mitad de la coxa posterior; parte frontal superior del área lisa de la metapleura con una cresta extendida hacia arriba de la margen lateral del propodeo (excepto en *Cryptoserphus*) 4
- 4(3) Ala anterior con celda marginal corta, el lado anterior del pterostigma 0.3 a 0.9 veces tan largo como profundo; parte basal vertical de la vena Rs engrosada y corta, no más larga que su grosor *Sminthoserphus*
- Ala anterior con celda marginal larga, el lado anterior del pterostigma 0.6 a 2.0 veces tan largo como profundo; parte basal vertical de la vena Rs cerca de dos veces tan larga como gruesa 5
- 5(4) El espolón más largo de la tibia posterior termina entre la mitad y 0.2 del ápice del basitarso posterior; parte frontal del área lisa de la metapleura sin conexión, por una carena, al borde superior del propodeo; algunas veces conectada por una carena débil o incompleta *Cryptoserphus*
- El espolón más largo de la tibia posterior termina cerca o antes de la mitad del basitarso posterior; parte frontal del área lisa de la metapleura conectada al borde superior del propodeo por una carena fina y corta *Mischoserphus*
- 6(1) Uñas tarsales anterior y media cada una con un largo diente negro divergente; aspecto lateral del pronoto con pelos en la parte superior del collar y a lo largo del borde superior, usualmente sin pelos en otra parte *Exallonix*
- Uñas tarsales anterior y media simples; usualmente, aspecto lateral del pronoto con pelos generalmente dispersos, aunque con frecuencia hay un área media sin pelos *Phaneroserphus*

CAPÍTULO 59

Familia Diapriidae

L. Masner

Diagnosis

Longitud del cuerpo de 2 a 4 mm, excepcionalmente tan pequeños como 1 mm o tan grandes como 8 mm; superficie del cuerpo lisa y brillante; antena más o menos acodada, con el escapo moderado a fuertemente alargado, la antena se inserta distante del clipeo, usualmente en una saliente o proyección transversa; ala anterior sin estigma, pero algunas veces con la vena marginal levemente engrosada; metasoma peciolado con el tergo 2 largo (verdadero o aparente); ovipositor casi completamente retraído (Masner 1993, 1995). Figura 59.1.

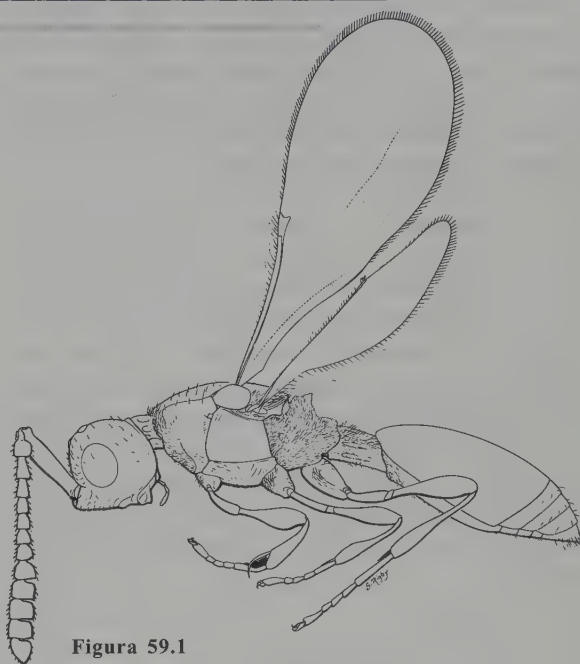


Figura 59.1

Filogenia

No existen propuestas de filogenia interna en la familia. Según la información sobre morfología y biología de estas avispas, se presentan caracteres derivados como el número de flagelómeros antenales y caracteres de comportamiento derivados, como el cambio de familia de hospederos (Diapriini). Sin embargo, solo dos registros disponibles sustentan estos cambios (Huggert y Masner 1983; Loíacono 1987).

Biología y distribución

Los dípteros son más comúnmente encontrados en microhábitat húmedos y áreas sombrías; en tales situaciones la serie de taxones encontrados puede ser muy diversa y varias especies pueden ser extremadamente comunes. A pesar de su abundancia, muy pocas especies han sido criadas y, debido a esto,

el conocimiento de la biología de esta familia es fragmentario (Masner 1995). Principalmente son endoparasitoides primarios de Diptera (larva-pupa, o pupa), aunque algunas especies son parasitoides de grupos de otros órdenes. Los adultos generalmente se encuentran en hábitat húmedos, a la sombra, tales como bosques y pantanos, en el suelo, y cerca o en el agua.

Diapriidae es la familia más grande de Proctotrupeoidea. Es cosmopolita y se divide en cuatro subfamilias: Ambositrinae, Belytinae, Ismarinae y Diapriinae (Masner 1976; Naumann y Masner 1985). El tamaño real de la familia es difícil de estimar, pues en áreas tropicales la mayoría de especies están por describir; a escala mundial, la familia contiene varios miles de especies descritas (Masner 1995). Las subfamilias al parecer forman unidades naturales bien caracterizadas tanto en su morfología como en su biología. Diapriidae comprende cerca de 197 géneros, 79 de ellos de distribución neotropical (Arias 2003) y 2.300 especies descritas, pero la fauna mundial se estima en unas 4.500 especies. La mayoría de los taxones que se encuentran fuera de Europa están sin describir (Masner 1993, 1995).

Belytinae

Quizás la subfamilia más primitiva con base en su morfología y hospederos. Ala anterior con la venación relativamente completa, usualmente con 3 celdas cerradas (costal, medial y radial), tergo 2 del metasoma formado por un gran tergo. Belytinae se define por una sinapomorfia: esterno 2 con dos surcos longitudinales, los cuales se ajustan en las márgenes laterales del tergo 2. Este surco puede continuarse en los siguientes esternos, algunas veces acompañado por una cresta dorsal. La antena de Belytinae generalmente tiene 13 flagelómeros en las hembras (rara vez 12 o 10), 12 en los machos, con el flagelómero 1 sexualmente modificado; el escapo relativamente largo, insertado en la frente sobre un borde saliente distintivo. Aunque hay pocos registros confiables de sus hospederos, Belytinae al parecer se restringe a Mycetophilidae y Sciaridae (Diptera) (Chambers 1971). Pueden ser encontrados frecuentemente ovipositando en las superficies inferiores de los macro hongos, con los segmentos terminales del metasoma extruidos, formando un tubo semihialino (Huggert 1979). La subfamilia se encuentra alrededor del mundo, en hábitat húmedos, con mayor diversidad y abundancia en los bosques de zonas frías y templadas del sur de Chile, Nueva Zelanda, Tasmania y sureste de Australia.

Ismarinae

Quizás la subfamilia más aberrante, tanto morfológica como biológicamente. Antena de la hembra con 13 flagelómeros y machos con 12, el flagelómero 2 está modificado sexualmente; escapo relativamente corto, alrededor de 2.5 veces más largo que ancho, se inserta justo bajo la frente, la cual no se expande en un borde saliente; mesosoma relativamente corto y alto, dorsalmente convexo, con los notaulos reducidos a una pequeña depresión anterolateral; tibia posterior fuertemente engrosada; tergo 1 del metasoma con un peciolo muy corto, el resto del metasoma con forma de campana y los tergos fusionados en varios grados hasta formar un caparazón.

En la mayoría de las especies primitivas todas las suturas entre los tergos están superficialmente indicadas, formando un gran tergo 2; pero en muchas especies avanzadas, las suturas desaparecen gradualmente, quedando una sutura entre los tergos 7 y 8. La posición de Ismarinae, no solo dentro de Diapriidae, sino dentro de Proctotrupeoidea en general, está sustentada por su biología.

Los adultos son parasitoides de Cicadellidae (Hemiptera) a través de larvas de Dryinidae (Chambers 1955; Waloff 1975; Jervis 1979). Esta subfamilia relictual es la más pequeña de Diapriidae, con un género y pocas especies muy raras o infrecuentes (Masner 1993, 1995).

Ambositrinae

Comparte el número ancestral de flagelómeros (hembras 13, machos 12) con las dos subfamilias anteriores, usualmente, el macho con el flagelómero 2 sexualmente modificado; esterno 2 del metasoma dividido por una sutura profunda del esterno 3; los tergos metasomales están agudamente marginados y se doblan al unirse lateralmente, de modo estrecho, con los esternos. En muchos géneros el tergo 2, que es el más grande (sintergo), está compuesto por la fusión de los tergos 2, 3 y 4, entonces el metasoma en la hembra presenta 5 tergos visibles y en el macho 6 (dos géneros primitivos del Hemisferio Sur tienen un tergo extra visible); venación alar relativamente reducida, con la celda radial no cerrada, vena marginal usualmente muy corta, y la vena costal algunas veces ausente (por ejemplo *Ambositra*). Ocasionalmente presentan un fuerte dimorfismo sexual, con las hembras braquípteras o ápteras y los machos macrópteros. La biología es conocida solo para una especie. Se asume que sus hospederos son los Mycetophilidae y Sciaridae (Diptera) (Chambers 1971). Hay alrededor de 20 géneros, la mayoría de distribución gondwánica. La mayoría de las especies se encuentran en bosques húmedos de las zonas templadas del sur (Masner 1993, 1995).

Diapriinae

Presenta como carácter derivado, 11 flagelómeros en ambos sexos (Spilomicrini) o 10 en hembras y 12 en machos (otras tribus). Hay numerosas variaciones causadas por la reducción en el número. La antena en el macho es filiforme, con pilosidades largas o cerdas y flagelómero 2 modificado, flagelo en la hembra más o menos clavado, o engrosado hacia el ápice; ala anterior con venación reducida, en algunas especies el ala puede tener la celda radial abierta y no presentar venación (aparente o realmente). Los primitivos Diapriinae (Psilini) tienen el verdadero tergo 2 más grande, pero en muchos miembros derivados (Spilomicrini, Diapriini) el aparente tergo 2 está compuesto por la fusión de los tergos 2 y 3 (sintergo).

Los hospederos son primordialmente Diptera (algunos carroñeros), Orthorrhapha (Tabanidae, Stratiomyidae y Syrphidae) y Cyclorrhapha (como Muscidae, Anthomyiidae, Tachinidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Chloropidae y Tephritidae). Secundariamente, algunas especies cambiaron sus hospederos a grupos con los que cohabitaban, como Coleoptera (Staphylinidae y Psephenidae) y algunas parasitan representantes (larvas) de Formicidae (Huggert y Masner 1983; Masner 1993). Sin embargo, lo anterior es sustentado solo por el registro de una gran cantidad de especies asociadas con nidos de hormigas dentro de los Diapriini neotropicales, de las cuales varias son mirmecófilas sínfilicas. Dicha relación se basa en la parasitoidización de

larvas de dípteros asociados a las hormigas (Paulson y Akre 1991) o de las larvas de estas (Loiácono 1987), mientras que las especies mirmecófilas sinfílicas mimetizan a las hormigas hospedero en su morfología y comportamiento (Huggert y Masner 1983). Las hormigas legionarias de la subfamilia Ecitoninae, en particular, parecen hospedar a una variedad de diáprinos altamente especializados. Después del vuelo de dispersión las hembras parasitoides pierden sus alas y se integran a la colonia. Aunque la mayoría de los diáprinos son parasitoides primarios, algunas especies de *Lepidopria* y *Trichopria* son hiperparasitoides que se desarrollan en puparios de tachinidos dentro del parasitoide primario (Huggert y Masner 1983), y una especie de *Coptera* ha sido registrada como hiperparasitoide facultativo atacando primariamente pupas de Tephritidae o, si están presentes, también adultos de Braconidae (Opiinae) o Eulophidae (Tetrastichinae) (Pemberton y Willard 1918).

Aunque es muy poca la información disponible sobre la biología del adulto, Knutson y Berg (1963) y Sanders (1911) han reportado que el periodo desde la oviposición hasta la emergencia del adulto requiere de 18 hasta casi 40 días. Sanders (1911) ha expresado que los adultos de algunas especies son relativamente longevos y que el cortejo, como por ejemplo en *Diapria conica*, consiste en la colocación del cuarto segmento antenal del macho (órgano sensorial) sobre la clava antenal de la hembra (Masner 1995).

La escasa información detallada disponible sobre la biología de los diápridos pertenece en su mayoría a las especies de Diapriinae. Los miembros de esta subfamilia son cenobiontes endoparasitoides; la oviposición y desarrollo suceden en el pupario y dentro de las pupas de Díptera (Sanders 1911; Pemberton y Willard 1918; Roberts 1935; Simmonds

1952 y Knutson y Berg 1963 citados por Masner 1995). Muchos diápridos son parasitoides gregarios y presentan desde 15 hasta más de 300 individuos desarrollándose en el mismo hospedero (Cros 1935; Roberts 1935; Paulson y Akre 1991).

Algunas especies se encuentran en hábitat extremos, donde habitan sus hospederos, como la zona litoral de los continentes e islas subantárticas (Early 1978, 1980), en las profundidades del suelo, en madrigueras de mamíferos y en nidos de pájaros. Las especies de los géneros altamente especializados de Diapriini están completamente integradas con las hormigas legionarias del Nuevo Mundo y las termitas (Dyctioptera: Termitoidea) de los trópicos del Viejo Mundo (Masner 1995).

Importancia económica

Los diápridos han sido utilizados ocasionalmente en programas de control biológico contra plagas de dípteros (Clausen 1978). *Basalys tritoma* fue introducida en Canadá desde Europa para el control de la mosca del moho de la zanahoria (*Psila rosae*, Psilidae) pero falló después de establecerse. *Coptera silvestrii* fue introducida en Hawai desde África como parte de la campaña de control de la mosca de la fruta del Mediterráneo, y especies de *Trichopria* fueron importadas para controlar a varias especies de *Hippelates* (Chloropidae), sin mucho éxito. En Costa Rica, varias especies de *Trichopria* han sido encontradas atacando moscas de la fruta (Tephritidae: *Anastrepha* spp.) en mango y guayaba (Jiron y Mexzon 1989).

Referencias

Kieffer (1916) ofrece claves para géneros del mundo, cuyo valor es histórico. No hay claves mundiales modernas para los géneros. Masner (1976) revisó Ismarinae del Nuevo Mundo. Masner (1961) propuso la subfamilia Ambositrinae. Huggert y Masner (1983) revisaron los diápridos mirmecófilos sinfílicos del la Región Holártica, ofreciendo una clave para géneros y la descripción de nuevos taxones. Naumann

(1982, 1987, 1988) revisa Ambositrinae de Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea y Oceanía. Masner y García (2002) revisan la subfamilia Diapriinae en el Nuevo Mundo a nivel supraespecífico, reconociendo 52 géneros, 16 de los cuales son propuestos por primera vez; además ofrecen la primera clave (en inglés y en español) para el Nuevo Mundo, incluyendo los 52 géneros.

Clave para las subfamilias de Diapriidae del Nuevo Mundo

Modificada de Masner 1995

1 Tergos metasomales con bordes laterales agudos, con laterotergos abruptamente plegados hacia abajo; metasoma generalmente deprimido dorsoventralmente, claramente

más ancho que alto; metasoma de la hembra con solo 5 tergos visibles, el del macho con solo 6; esterno 2 mucho más corto que el esterno 3 **Ambositrinae**

- Tergos metasomales redondeados, laterotergos ausentes; metasoma generalmente cilíndrico, a lo sumo ligeramente más ancho que alto; metasoma de la hembra con más de 5 tergos visibles, el del macho con más de 6; esterno 2 mucho más largo que el esterno 3 **2**
- 2(1)** Antena de la hembra con 13 segmentos, antena del macho con 13 o 14 segmentos; ala anterior sin celda marginal, vena *Rs*, a lo más, rudimentaria **Diapriinae**
- Antena de la hembra con 15 segmentos o menos, antena del macho con 14 segmentos; ala anterior con celda marginal desarrollada (abierta o cerrada), *Rs* presente como verdadera vena **3**
- 3(2)** Notaulo bien desarrollado y completo; receptáculos antenales protruídos, ubicados sobre un borde sobresaliente; segmento antenal 3 del macho modificado; tibia posterior no engrosada **Belytinae**
- Notaulo ausente, reducido a fosos anteriores; receptáculos antenales no protruídos, borde no desarrollado; segmento antenal 4 (raramente el 3) del macho modificado; tibia posterior engrosada **Ismarinae**

Familia Heloridae

L. Masner

Diagnosis

Cuerpo robusto, usualmente negro, de longitud entre 6 y 8 mm; mandíbulas largas, en forma de hoz, cruzadas a manera de tijeras; labro largo y estrecho, usualmente no expuesto; flagelo con un artejo en forma de anillo, éste se encuentra entre el pedicelo y el flagelómero 1; ala anterior con 5 celdas cerradas incluyendo una celda discal subtriangular; uñas tarsales pectinadas; tergo 1 alargado (peciolado); tergos 2 a 4 del metasoma fusionados en un sintergo (Figura 60.1).

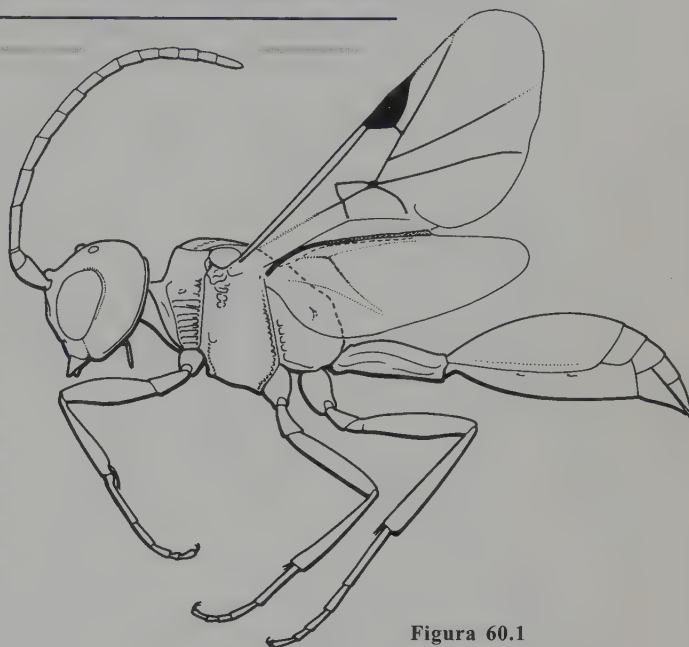


Figura 60.1

Biología y distribución

Los miembros son endoparasitoides cenobiontes solitarios de larvas de Chrysopidae (Neuroptera). Los adultos emergen del capullo del hospedero. La familia es cosmopolita y contiene cinco géneros, uno de ellos, *Helorus*, presente en la Región Neotropical, con solo una especie conocida (Arias

2003). Aparentemente esta familia se encuentra ausente en las tierras bajas de los trópicos.

Referencias

Townes (1977) revisa las especies del mundo.

CAPÍTULO 61

Familia Monomachidae

L. Masner

Diagnosis

Cuerpo entre 10 y 18 mm de largo, liso, delgado, marrón, marrón-amarillo o verdoso, nunca negro; dimorfismo sexual. Metasoma alargado en la hembra y en forma de hoz; en el macho, delgado y engrosado en el ápice; mandíbula grande; pronoto en forma de cuello con un puente transverso agudo, capaz de deslizarse sobre la parte anterior del mesoscudo; propodeo en forma de cono, sin una quilla media; metacoxa se inserta relativamente alejada del espiráculo propodeal; ala anterior al menos con cinco celdas cerradas y un estigma relativamente estrecho; tergo 1 del metasoma (peciolo) notable-

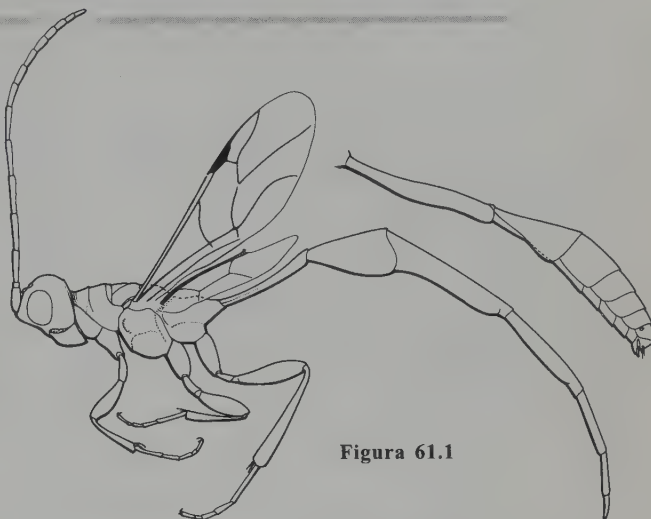


Figura 61.1

mente largo y delgado; tergo 2 del metasoma formado por el tergo 1, éste no es el segmento más largo; ovipositor extremadamente corto, encerrado dentro del octavo segmento metasomal. Figura 61.1.

Biología y distribución

Una especie australiana ha sido criada de Stratiomyidae (Diptera). Hay dos especies no descritas en el Neotrópico (de Perú y Chile); la hembra es micróptera. La familia contiene dos géneros y 15 especies descritas a nivel mundial, 12 de estas especies presentes en el Neotrópico (Arias 2003); pero se estiman alrededor de veinte especies raras, la mayoría en los trópicos del Nuevo Mundo (Guerrero, México, a Argen-

tina y Chile), con muy pocos representantes en Australia y Nueva Guinea. La familia presumiblemente se originó en el Hemisferio Sur (Masner 1995).

Referencias

Schulz (1911) revisa las especies del mundo y Naumann (1985) las de Australia.

CAPÍTULO 62

Familia Pelecinidae

L. Masner

Diagnosis

Cuerpo de por lo menos 20 mm de largo, algunas hembras alcanzan una longitud por arriba de los 70 mm y de coloración negra. Ala anterior con la vena Rs bifurcada; metasoma de la hembra alargado y tubular, metasoma del macho más corto y engrosado en la parte posterior, el tergo 1 forma el peciolo (Masner 1993, 1995).

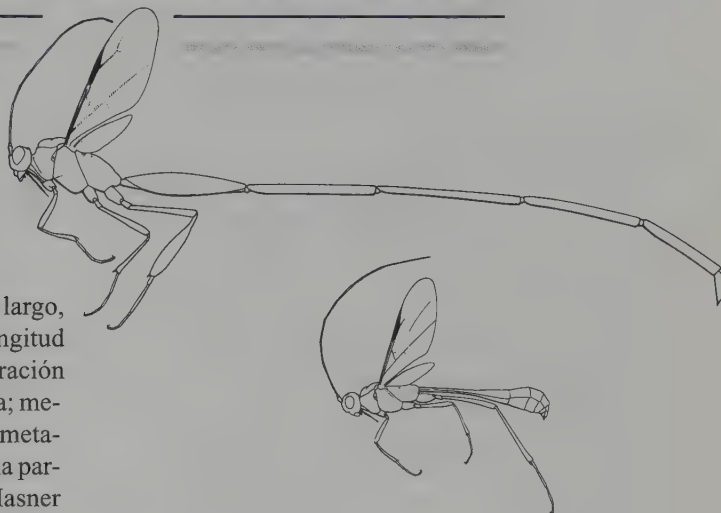


Figura 62.1

Biología y distribución

Especies de Pelecinidae se han criado en larvas de Melolonthinae (Coleoptera, Scarabaeidae), especialmente en especies de *Phyllophaga* (Hammond 1944; Lim *et al.* 1980), y al parecer *Pelecinus polyturator* es endoparasitoideo cenobionte solitario de *Phyllophaga anxia*, *P. inversa*, *P. drakey*, *P. rugosa*. (Melolonthinae) y ha sido criado de *Podischnus agenor* (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) (Johnson y Musetti 1999). Las hembras con frecuencia introducen el metasoma—que es muy flexible—en el suelo, hasta alcanzar al hospedero (Masner 1995). Pelecinidae presenta un género, *Pelecinus* Latreille, y se reconocen 3 especies que se encuen-

tran únicamente en el Hemisferio Occidental (Canadá a Argentina), sólo se conoce un género extinto del Báltico en ámbar del Oligoceno (Johnson y Musetti 1999).

Referencias

Lim *et al.* (1980) describen la prepupa y la pupa de *P. polyturator*, en tanto que Bennett (2003) reporta el comportamiento de ubicación de su hospedero. Mason (1984) describe la estructura y la función del metasoma en la hembra. Johnson y Musetti (1999) revisan el género y ofrecen claves a especies.

Literatura citada capítulos 57-62

- Arias, T. M. 2003. Lista de los géneros y especies de la superfamilia Proctotrupoidea (Hymenoptera) de la región Neotropical. *Biota Colombiana* 4(1):3-32.
- Bennett, A. M. R. 2003. Host location behaviour in *Pelecinus polyturator* (Hymenoptera: Pelecínidae). *Journal of the Entomological Society of Ontario* 134:131-134.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Chambers, V. H. 1955. Some hosts of *Anteon* spp. (Hymenoptera, Dryinidae) and a hyperparasite *Ismarus* (Hymenoptera, Belytinae). *Entomologist's Monthly Magazine* 91:114-115.
- Chambers, V. H. 1971. Large populations of Belytinae (Hymenoptera, Diapriidae). *Entomologist's Monthly Magazine* 106:149-154.
- Clausen, C. P. (ed.). 1978. *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review*. Handbook 40. United States Department of Agriculture, Washington D. C.
- Cros, A. 1935. Biologie du *Trichopria stratiomyiae* Kieffer (Hymén. Proctotrupidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 26:131-136.
- Deyrup, M. 1985. Notes on the Vanhorniidae (Hymenoptera). *Great Lakes Entomologist* 18(2):65-68.
- Early, J. W. 1978. New Diapriidae (Hymenoptera: Diapriidae) from the south island and Subantarctic islands of New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 8(2):207-228.
- Early, J. W. 1980. The Diapriidae (Hymenoptera) of the southern islands of New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 10(2):153-171.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press and British Museum (Natural History), Oxford.
- Gauld, I. D. y P. E. Hanson. 1995. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*, Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1999. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera)-an alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28:125-138.
- Hammond, G. H. 1944. Economic importance and host relationship of *Pelecinus polyturator* Drury. *The Canadian Entomologist* 76:130.
- He, J. H. y J. M. Chu. 1990. A new genus and species of Vanhorniidae from China (Hymenoptera: Serphidae). *Acta Entomologica Sinica* 33:102-104.
- Huggert, L. 1979. *Cryptoserphus* and Belytinae wasp (Hymenoptera: Proctotrupoidea) parasitizing fungus- and soil-inhabiting Diptera. *Notulae Entomologicae* 59:139-144.
- Huggert, L. y L. Masner. 1983. A review of myrmecophilic symphilic diapriid wasps in the Holarctic realm, with descriptions of new taxa and a key to genera (Hymenoptera: Proctotrupoidea: Diapriidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 20:63-89.
- Jervis, M. A. 1979. Parasitism of *Aphelopus* species (Hymenoptera: Dryinidae) by *Ismarus dorsiger* (Curtis) (Hymenoptera: Diapriidae). *Entomologists' Gazette* 30:127-129.
- Jirón, L. F. y R. G. Mexzon. 1989. Parasitoid hymenopterans of Costa Rica: geographical distribution of the species associated with fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Entomophaga* 34:53-60.
- Johnson, N. F. 1992. Catalog of world species of Proctotrupoidea, exclusive of Platygastriidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 51:1-825.
- Johnson, N. F. y L. Musetti. 1999. Revision of the Proctotrupoid genus *Pelecinus* Latreille (Hymenoptera: Pelecínidae). *Journal of the Natural History* 33:1513-1543.
- Kieffer, J. J. 1916. Diapriidae. *Das Tierreich* 44. Berlin.
- Knutson, L. V. y C. O. Berg. 1963. *Phaenopria popei* (Hymenoptera: Diapriidae) reared from puparia of sciomyzid flies. *The Canadian Entomologist* 95:724-726.
- Lim, K. P., W. N. Yule y R. K. Stewart. 1980. A note on *Pelecinus polyturator* (Hymenoptera: Pelecínidae), a parasite of *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist* 112(2):219-220.
- Loiácono, M. 1987. Un nuevo diáprido (Hymenoptera) parasitoide de larvas de *Acromyrmex ambiguus* (Emery) (Hymenoptera: Formicidae) en el Uruguay. *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 44(2):129-136.
- Masner, L. 1961. Proctotrupidae-key to the genera of the world (Hymenoptera, Proctotrupidae). *Revue de Zoologie et de Biologie Africaine* 60:37-47.
- Masner, L. 1976. A revision of the Ismarinae of the New World (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae). *The Canadian Entomologist* 108:1243-1266.
- Masner, L. 1993. Superfamily Platygastroidea, pp. 558-565, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Masner, L. 1995. The Proctotrupoid families, pp. 209-246, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Masner, L. y J. L. García. 2002. The genera of Diapriinae (Hymenoptera: Diapriidae) in the New World. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 268:1-138.
- Mason, W. R. M. 1983. The abdomen of *Vanhornia eucnemidarum* (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *The Canadian Entomologist* 116:419-426.
- Mason, W. R. M. 1984. Structure and movement of the abdomen of female *Pelecinus polyturator* (Hymenoptera: Pelecínidae). *The Canadian Entomologist* 115:1483-1488.

- Naumann, I. D. 1982. Systematics of the Australian Ambositrinae (Hymenoptera: Diapriidae), with a synopsis of non-Australian genera of the subfamily. *Australian Journal of Zoology Supplemental Series* 85:1-239.
- Naumann, I. D. 1985. The Australian species of Monomachidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea), with a revised diagnosis of the family. *Journal of the Australian Entomological Society* 24:261-274.
- Naumann, I. D. 1987. The Ambositrinae (Hymenoptera: Diapriidae) of Melanesia. *Invertebrate Taxonomy* 1:439-471.
- Naumann, I. D. 1988. Ambositrinae (Insecta: Diapriidae). *Fauna of New Zealand* 15:1-165.
- Naumann, I. D. y L. Masner. 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: A new family from Australia and a key to world families (Hymenoptera: Proctotrupoidea *sensu lato*). *Australian Journal of Zoology* 33:761-83.
- Paulson, G. S. y Akre, R. D. 1991. *Trichopria* sp. (Hymenoptera: Diapriidae) reared from *Microdom albicomatus* Novak (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist* 123:719.
- Pemberton, C. E y H. F. Willard. 1918. A contribution to the biology of fruit-fly parasites in Hawaii. *Journal of Agricultural Research* 15:285-296.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Roberts, R. A. 1935. Some North American parasites of blowflies. *Journal of Agricultural Research* 50:479-494.
- Sanders, G. E. 1911. Notes on the breeding of *Tropidopria conica* Fabr. *The Canadian Entomologist* 43:48-50.
- Schulz, W. A. 1911. Systematische Uebersicht der Monomachiden. *1er Congress International de l'Entomologie* 2:405-422.
- Simmonds, F. J. 1952. Parasites of the frit-fly, *Oscinella frit* (L.), in eastern North America. *Bulletin of Entomological Research* 43:503-542.
- Townes, H. K. 1977. A revision of the Heloridae (Hymenoptera). *Contributions to the American Entomological Institute* 15(2):1-12.
- Townes, H. K. y M. C. Townes. 1981. A revision of the Serphidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 32:1-541.
- Waloff, N. 1975. The parasitoids of the nymphal and adult stages of leafhoppers (Auchenorrhyncha: Homoptera) of acidic grassland. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 126:637-686.

CAPÍTULO 63

Superfamilia Mymarommatoidea y familia Mymaromatidae

G. A. P. Gibson

Superfamilia Mymarommatoidea

La superfamilia Mymarommatoidea se reconoce fácilmente por su pecíolo de dos segmentos, estructura posterior de la cabeza, forma de las alas y longitud del cuerpo menor de 1 mm. Sin embargo, su ubicación taxonómica ha variado, desde grupo menor dentro de Chalcidoidea, hasta superfamilia propia, que es la posición que aquí se reconoce. Este taxón comprende una familia, Mymaromatidae.



Figura 63.1

Familia Mymaromatidae

Diagnosis

Longitud del cuerpo menor de 1 mm; cuerpo amarillento a marrón claro con pecíolo de 2 segmentos; cabeza con superficie frontal fuertemente convexa y superficie posterior plana separada por un arco de membrana plegada en forma de L; tórulos contiguos, altos, sobre la cabeza; mandíbula exodonta, los dientes anchos y curvos hacia fuera; ala anterior espatulada (en forma de cuchara) con patrón de malla sobre la membrana y con sedas marginales largas que nacen desde el interior de la membrana; ala posterior reducida a un

halterio, conformado por tallos cortos bifurcados apicalmente; tarsos con 5 segmentos. Figura 63.1

Taxonomía y filogenia

La familia consiste en 8 especies vivientes ubicadas en *Palaeomymar*, taxón descrito originalmente con especies extintas del ámbar Báltico. La diversidad morfológica conocida para las especies existentes apoya el reconocimiento de dos géneros vivientes, por lo cual es necesaria la reclasificación de las especies (Gibson *et al.* 1999). Dos géneros monotípicos extintos han sido descritos de ámbar Cretáceo. Los mimaromátidos han sido clasificados previamente como tribu

o subfamilia de Mymaridae, como subfamilia de la extinta familia Serphitidae, o como familia propia en Chalcidoidea o Proctotrupeoidea *s. l.* Sin embargo, generalmente se reconocen como miembros de una familia y superfamilia propias (Gibson 1999). Gibson *et al.* (1999) listan 5 sinapomorfias que soportan la monofilia del grupo, sin incluir su característico peciolo de 2 segmentos. Debido a esta última característica, hipotéticamente se considera que los mimaromátidos están más cercanamente relacionados con la familia extinta Serphitidae del Cretáceo (Kozlov y Rasnitsyn 1979; Rasnitsyn 1988), cuyos miembros también poseían peciolo de 2 segmentos. Gibson (1986) propone que los mimaromátidos son el grupo hermano de los Chalcidoidea basado en tres supuestas sinapomorfias, incluyendo la presencia de fragma axilar.

Las verdaderas relaciones y la clasificación correcta de los mimaromátidos permanece incierta actualmente, en parte debido a evidencia incierta en relación con la presencia y posición de un espiráculo metatorácico o un prepecto como en Chalcidoidea.

Distribución

La única especie descrita de la Región Neotropical es *P. cyclopterus* Fidalgo y De Santis (1982), de Argentina, pero

el grupo ha sido registrado también para Brasil (Yoshimoto 1975) y Venezuela (García 2000). Los individuos se colectan raramente debido a su escaso tamaño y color pálido; sin embargo, el grupo se conoce de todos los continentes y de varias islas oceánicas remotas. Valentine (1971) describió una especie de las islas Antipodas y reportó otras cinco no descritas de tierra firme en Nueva Zelanda.

El cuerpo muy pequeño de los individuos y comparativamente la superficie ancha del ala anterior son resultado de la membrana en forma de cuchara. Además, las largas sedas marginales del ala anterior al parecer contribuyen a su dispersión a grandes distancias ayudados por el viento. Probablemente, su amplia distribución mundial también refleja la antigüedad de la familia.

Biología

Se desconocen los hospederos, aunque la muy pequeña talla corporal sugiere que los mimaromátidos son parasitoides de huevos. Un espécimen de una especie no descrita fue colectado de un tipo de hongo en Norteamérica (Gibson 1993) y se han registrado individuos en extractos de muestras de suelo y hojarasca. Al parecer, la mayoría habita con frecuencia bosques deciduos (Clouâtre *et al.* 1989; Huber 1987; Valentine 1971).

Literatura citada

- Clouâtre, A., D. Coderre y D. Gagon. 1989. Habitat of a new Mymaromatidae found in southern Quebec, Canada (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 121:825-826.
- Fidalgo, P. y L. De Santis. 1982. Una nueva especie de mimarido de la subfamilia Mymaromminae (Insecta, Hymenoptera). *Revista del Museo de La Plata. (N. S.)* 13(127):1.
- García, J. L. 2000. Nuevos registros genéricos para Venezuela de Hymenoptera Parasítica. *Boletín de Entomología Venezolana* 15:113-117.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymaromatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1993. Superfamilies Mymarommatoidea and Chalcidoidea, pp. 570-655, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.), *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894 E, Ottawa.
- Gibson, G. A. P. 1999. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) -An alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28:125-138.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 18:87-124.
- Huber, J. 1987. Première mention en Suisse de la famille Mymaromatidae (Hymenoptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 60:82.
- Kozlov, M. A. y A. P. Rasnitsyn. 1979. On the limits of the family Serphitidae (Hymenoptera, Proctotrupeoidea). *Entomologicheskoe Obozrenie* 58:402-416 (en ruso).
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Valentine, E. W. 1971. Entomology of the Aucklands and other islands south of New Zealand: Hymenoptera. *Mymaridae. Pacific Insects Monograph* 27:327-333.
- Yoshimoto, C. M. 1975. Cretaceous chalcidoid fossils from Canadian amber. *The Canadian Entomologist* 107:499-527.

CAPÍTULO 64

Superfamilia Chalcidoidea

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Especímenes frecuentemente con lustro metálico y usualmente muy pequeños, generalmente no más de 5 mm de longitud. Alas, cuando están presentes, sin celdas completamente cerradas por venas; ala anterior con máximo una sola vena que se ramifica apicalmente a lo largo del margen anterior (Figuras 64.36- 64.44). Pronoto por lo general no unido rígidamente al mesotórax, y con ángulo posterodorsal usualmente separado de la tégula por un esclerito indepen-

diente; el prepecto, ubicado lateralmente entre el pronoto y la mesopleura (Figuras 64.6, 64.13, 64.14, 64.17, 64.18). Espiráculo mesotorácico, si es visible, en el borde del mesoescudo, usualmente en o encima de la unión entre pronoto, ángulo anterodorsal del prepecto y mesoescudo, pero al menos arriba de la margen anterodorsal de la mesopleura (Figuras 64.14, 64.17, 64.18). Las sensilas del flagelo antenal a manera de crestas longitudinales sobre algunos segmentos, o las sensilas no rodeadas por surcos; ápices de algunas sensilas extendidas más allá del ápice del respectivo segmento (Figuras 64.45, 64.46).

Comentarios

Chalcidoidea es uno de los grupos numérica, estructural y biológicamente más diversos de Hymenoptera. Esta superfamilia comprende insectos coloridos, estructuralmente hermosos y de formas bizarras, con y sin alas, incluyendo los especímenes más pequeños conocidos, los machos de un mimárido parasitoide de huevos, *Dicopomorpha echmepterygis* Mockford, cuya longitud es de alrededor de 0.11 mm. En el extremo opuesto están algunos pteromálidos, parasitoides de insectos perforadores de madera, cuya longitud excede los 30 mm. Se han descrito unas 22.000 especies en 2.000 géneros y 19 o 20 familias (Noyes 2002). Aunque hay más Ichneumonoidea descritos, Noyes (1978) estima que pueden existir más de 100.000 especies de Chalcidoidea y Gordh (1979) predice que Chalcidoidea podría eventualmente ser más grande que Ichneumonoidea. Mucha de la diversidad de especies no reconocida se encuentra dentro de regiones tropicales del Viejo Mundo, las cuales están muy poco examinadas

y estudiadas en relación con las regiones templadas del norte. Aunque han sido registradas dos veces más especies calcidoideas para la Región Paleártica que para la Región Neotropical (6.996 frente a 3.469 de acuerdo con Noyes 2002), la mayoría de grupos son más diversos en los trópicos y el Hemisferio Sur que en las regiones templadas y en el Hemisferio Norte (Noyes 1978). Delvare y Aberlenc (1989) desarrollan una clave para las familias de esta superfamilia en América tropical, pero comparativamente hay pocas claves para géneros y especies de la región. La fauna regional ha sido extensivamente catalogada, en impreso (De Santis 1979, 1983, 1989; De Santis y Fidalgo 1994) y electrónicamente (Noyes 2002, 2003).

Filogenia

Gibson *et al.* (1999) revisan la literatura y evidencia de la monofilia y relaciones filogenéticas de la superfamilia y sus familias constituyentes. La superfamilia es putativamente

monofilética si se considera la estructura única del músculo mesotorácico, el músculo laterofragmal-furcal (Heraty *et al.* 1997), presencia y estructura de las sensilas placoides multiporosas en las antenas y posición del espiráculo mesotorácico (Gibson 1986). Basibuyuk y Quicke (1995) también encuentran características de los órganos de limpieza antenales de las patas frontales que pueden ser únicos de los calcidoideos, incluyendo sedas únicas aplanadas en el peine basitarsal. Gibson (1986) propuso el prepecto expuesto como sinapomorfia para la superfamilia, pero posteriormente se descubrió que en Rotoitidae el prepecto está normalmente cubierto por la margen posterolateral del pronoto (Gibson y Huber 2000); esta condición también es conocida en algunos Mymaridae (Gibson 1986). Un prepecto independiente que está cubierto por el pronoto es característico de Orussidae y algunos Apocrita (Gibson 1999), y podría ser el verdadero plan estructural del cual se derivó secundariamente el prepecto expuesto característico de la mayoría de los calcidoideos.

Algunas características sugieren que Rotoitidae es el grupo hermano de los restantes calcidoideos (Gibson y Huber 2000), aunque conceptos más recientes consideran a Mymaridae probablemente como el linaje calcidoideo más basal. Mymaridae parece tener un ovipositor de estructura característicamente plesiomórfica más parecido a otros Hymenoptera que a la estructura apomórfica de otros calcidoideos (Quicke *et al.* 1994) y su músculo laterofragmal-furcal presenta una estructura algo diferente con respecto a estos (Heraty *et al.* 1997). El análisis de la región de expansión D2 de 28S ADNr efectuado por Campbell *et al.* (2000) también rescata una relación basal de Mymaridae dentro de Chalcidoidea; sin embargo, el análisis de 16S, 28S y CO1, e incluso los análisis genéticos y morfológicos hechos por Dowton y Austin (2001), no señalan al único mimárido incluido en el estudio como el calcidoideo más basal. Ningún estudio ha incluido rotoítidos en los análisis.

Tan controversiales como las relaciones evolucionarias dentro de la superfamilia son las relaciones de Chalcidoidea con otros Apocrita. Gibson (1986) propone que Chalcidoidea y Mymarommatoidea son grupos hermanos, primariamente porque ellos comparten estructuras únicas, fragmas axilares, como lugares de origen para los músculos mesotergales-trocanterales. Miembros de ambos grupos también carecen de dos de los tres lugares ancestrales de origen del músculo mesotrocanteral depresor y el anillo basal de la genitalia del macho. Mymarommatoidea no es un grupo diverso y su relación con Chalcidoidea contribuye poco al entendimiento de las amplias relaciones de Chalcidoidea con Apocrita. Rasnitsyn (1988) propone a Chalcidoidea o Chalcidoidea + Mymarommatoidea como grupo hermano de Platygastroidea, una hipótesis sobre su origen ampliamente propuesta pues

Mymaridae y Scelionidae (Platygastroidea), son ambos endoparasitoides de huevos y tienen larvas de apariencia similar (Gibson 1999). Un estudio cladístico más explícito de Rasnitsyn (1988) con datos de Ronquist *et al.* (1999) retoma a Chalcidoidea + Mymarommatidae como grupo hermano de Platygastroidea en la mayoría de los análisis, y a Ceraphronoidea como grupo hermano de Platygastroidea + (Chalcidoidea + Mymarommatidae), o sólo como grupo hermano de Platygastroidea. Estos autores concluyen que tales relaciones reflejan reducciones paralelas correlacionadas con la pequeña talla corporal, particularmente en el gran número de caracteres de venación alar usados en los análisis. El parentesco de grupo hermano Chalcidoidea + Platygastroidea también está apoyado en los análisis de genes 16S ARNr mitocondriales (Dowton *et al.* 1997); este parentesco es comúnmente retomado en el estudio mucho más comprehensivo de Dowton y Austin (2001). Gibson (1999) propone que Platygastroidea forma un grupo monofilético con Peleciniidae + Proctotrupidae + Vanhorniidae. Dada la presencia de varias características simplesiomórficas retenidas, este autor postula además que Chalcidoidea + Mymarommatoidea es probablemente un clado relativamente basal dentro de Apocrita, sin cercanía con Platygastroidea o como grupo hermano de un clado que incluye varios otros taxones junto con Platygastroidea.

Taxonomía

Bouček (1988b) revisa la historia de la clasificación familiar de la superfamilia. La clasificación moderna se deriva principalmente de Bouček en Peck *et al.* (1964) y Bouček (1988a). Esta última clasificación se sigue aquí excepto para Elasmidae que se trata como tribu de Eulophinae (Eulophidae), siguiendo a Gauthier *et al.* (2000). Apoyado en evidencia molecular, Rasplus *et al.* (1998) concluyen que Agaonidae *sensu* Bouček (1988a) no es monofilético y restringen la familia a la subfamilia Agaoninae, transfiriendo Sycoecinae, Otitesellinae y Sycoryctinae a Pteromalidae pero dejando Sycophaginae y Epichrysomallinae sin clasificar a nivel de familia.

Aunque Agaonidae *sensu* Bouček (1988a) puede bien representar un taxón polifilético, su clasificación familiar se sigue aquí dada la presente falta de certeza sobre las verdaderas relaciones de las diferentes subfamilias. Sycoecinae no se conoce del Nuevo Mundo y no se incluye, pero se incluyen claves para las hembras de las otras subfamilias, aparte de la clave para familias. Así, los especímenes pueden diferenciarse independientemente de cualquier eventual ubicación de familia; el reconocimiento de 19 familias en este trabajo puede parecer

excesivo considerando que solamente dos familias se reconocen en Ichneumonoidea, pero el número refleja una diversidad morfológica mucho más grande y una inquietante carencia de entendimiento de la historia evolutiva de los calcidoideos. Como se puede percibir fácilmente en la clave, las familias presentan frecuentemente una intergradación estructural, con características «a nivel de familia» trabajadas solamente para un sexo, sin ser atributos de todos los miembros de la familia, o de algunos miembros de otras familias.

Algunas familias, polifiléticas en sí mismas, son casi con certeza más «taxones por conveniencia» que linajes evolutivos monofiléticos, lo que convierte en parafiléticas a otras familias (Gibson *et al.* 1999). Los Pteromalidae han sido considerados ampliamente como el «botadero» de la superfamilia y esto es un poco razonable porque algunos grupos de calcidoideos son reconocidos como familia cuando otros son apenas una de las 31 subfamilias de Pteromalidae.

Biología

Probablemente Chalcidoidea es tan diverso biológicamente como el resto de los Hymenoptera parasítica juntos e incluye fitófagos, depredadores y parasitoides. Los Agaoninae (Agaonidae) son exclusivamente fitófagos dentro de ovariolas de higos (*Ficus*), pero son benéficos como polinizadores obligados de los higos. Algunos miembros de otras cinco familias (Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae y Torymidae) son comedores de semillas o formadores de agallas en plantas, aunque para muchos calcidoideos criados de agallas no se sabe si son primariamente formadores de agallas, inquilinos, o parasitoides en las agallas. Se conocen cerca de 80 especies de calcidoideos como plagas agrícolas (la mayoría comedores de semillas en las familias Eurytomidae y Torymidae), pero estas palidecen en significancia frente a las más de 800 especies que se han asociado a programas de control biológico, y la vasta mayoría de calcidoideos económica y ambientalmente benéficos como agentes de control natural.

Unos pocos calcidoideos son depredadores, especialmente de huevos, pero la mayoría son parasitoides que atacan hospederos en 14 órdenes de insectos (Blattaria, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, Neuroptera, Odonata, Orthoptera, Psocoptera, Siphonaptera, Strepsiptera y Thysanoptera), tres órdenes de Arachnida (Acari, Araneae y Pseudoescorpionida) y Nematoda. La mayoría son idiobiontes que atacan los huevos, en estados larval/ninfal o pupal. En conjunto los calcidoideos emplean 13 de 14 tipos de comportamiento de ubicación de huevos y alimentación conocidos para todos los parasitoides. Las familias que emplean cada uno de estos

tipos de comportamiento son revisadas en Grissell y Schauff (1997). Más información de biología se suministra en el capítulo correspondiente a cada familia.

Construcción de la clave

Dados los problemas discutidos arriba, es complicado ofrecer claves técnicamente adecuadas y comprehensivas —y más aún especializadas—, con opciones que se leen frecuentemente más como diagnosis que indicando características diferenciales.

La clave siguiente esta construida para la fauna neotropical conocida y no se debe usar para especímenes fuera de ésta región. En varios pares de opciones un taxón se establece como «raro», lo que indica que la elección alternativa es la más probable (si las características diferenciales no se pueden observar adecuadamente). Las abreviaturas utilizadas para las estructuras se listan abajo.

Históricamente, las claves para familias de Chalcidoidea usan el número de segmentos tarsales o el número de segmentos antenales o funiculares para separar los linajes principales. El flagelo calcidoideo (Figuras 64.45, 64.46) usualmente tiene una maza de 1 a 3 segmentos, con los segmentos constituyentes formando una estructura compuesta, compacta, que se distingue de los segmentos funiculares. Sin embargo, los segmentos de la maza algunas veces están más o menos separados (más frecuentemente en machos de algunos grupos) y entonces son similares, en apariencia, a los segmentos funiculares.

Los segmentos funiculares también usualmente se diferencian de uno o más de los anillos basales (segmentos anulares que carecen de sensilas placoides multiporosas), pero algunas veces éstos son transversos y entonces se ven como anillos. Dada su talla y variación estructural es difícil determinar qué es un anillo, segmento funicular o de la maza, o incluso contar el número total de segmentos antenales. El número de segmentos tarsales es el número de segmentos basales con respecto a las uñas tarsales (Figuras 64.52, 64.53). Aunque este número es absoluto, algunas veces es difícil de determinar debido al tamaño de los segmentos.

Para el conteo del número de segmentos antenales o tarsales, la observación mejora si se refleja la luz con una superficie blanca bajo la estructura de tal manera que las constricciones entre los segmentos sean más obvias (Figuras 64.15, 64.16). Para tener éxito con la clave, es indispensable que el usuario tenga especímenes intactos, limpios, no arrugados y bien montados, equipo con al menos 100 X de aumentos, y luz apropiada, incluyendo un difusor translucido de luz (por ejemplo Mylar u otro acetato de calcado) para reducir el resplandor.

Clave para las familias neotropicales de Chalcidoidea

- 1 Metáfemur dentado o serrado al menos a lo largo del tercio apical de la margen ventral, conspicuamente agrandado y subigual en longitud a la metatibia, por lo general distintivamente curvada (Figuras 64.4, 64.82); espécimen siempre completamente alado, con tarso de 5 segmentos, y cuerpo con mayor frecuencia relativamente grande o robusto 2
 - Metáfemur no conspicuamente agrandado (Figuras 64.1, 64.6) y máximo con 1 o 2 dientes ventrales o lóbulos, o si conspicuamente agrandado entonces sin diente ventral y algunas veces mucho más largo que la metatibia (Figura 64.2); espécimen algunas veces con alas reducidas y/o tarsos de 3 o 4 segmentos y/o cuerpo muy pequeño 5
- 2(1) Ala anterior normalmente plegada longitudinalmente (Figura 64.82); hembra con uno o más tergos gastrales surcados longitudinalmente para recepción de vainas del ovipositor rígidas, dobladas hacia arriba (Figura 64.82) o anteriormente recurvadas; machos con la mayoría de tergos gastrales fusionados en un caparazón (Figura 64.81) **Leucospidae**
 - Ala anterior no plegada longitudinalmente; hembra con tergo gastral sin surco longitudinal y vainas del ovipositor proyectadas posteriormente o al menos no uniformemente recurvadas sobre el gáster; macho con tergos gastrales separados entre si 3
- 3(2) Cuerpo usualmente negro o parcialmente rojo, amarillo o blanco, pero si rara vez con lustro metálico entonces margen posterior de la gena carenado (Figura 64.27, flecha); prepecto es un esclerito pequeño, delgado o curvo a lo largo de la margen anterodorsal de la mesopleura (Figuras 64.6, 64.82) **Chalcididae**
 - Cuerpo por lo general al menos parcialmente con lustro metálico claro y gena redondeada posteriormente; prepecto es un esclerito triangular grande extendido entre mesoescudo y la base de la procoxa (Figura 64.18) 4
- 4(3) Antenas insertadas cerca de la mitad de la cabeza, y ojos con márgenes internas semiparalelas (Figura 64.29); vena marginal al menos 3 veces más larga que la vena posmarginal (Figura 64.41); cabeza con carena occipital (Figuras 64.6, 64.25, 64.28) **Torymidae** (en parte)
 - Antenas insertadas entre el tercio y el cuarto inferior de la cabeza, y ojos usualmente con márgenes internas divergiendo distintivamente sobre, al menos, la mitad ventral (Figura 64.30); vena marginal a lo más 1.5 veces más larga que la vena posmarginal; cabeza sin carena occipital **Pteromalidae** (en parte)

Figura 64.1



Figura 64.2



Figura 64.3

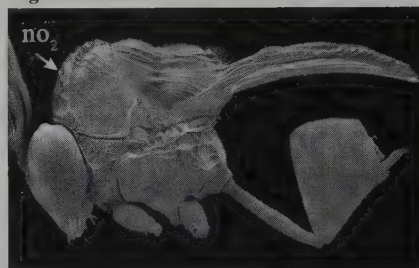


Figura 64.4

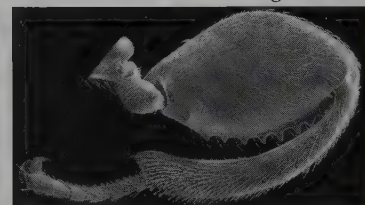
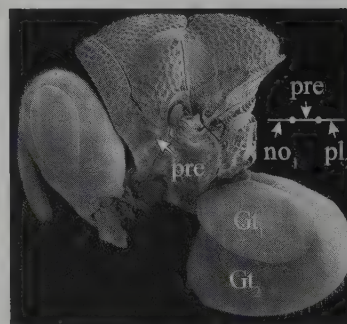


Figura 64.5



Figuras 64.1–64.5: 64.1–64.3 Habit lateral: 64.1 Agaonidae (Otitellinae); 64.2 Agaonidae (Agaoninae); 64.3 Eucharitidae. 64.4 Chalcididae, pata posterior; 64.5 Habit lateral: Perilampidae (Perilampinae).

5(1) Propodeo con área mediana triangular grande, brillante, delineada por surcos finos (Figura 64.23); escudelo en forma de correa y solamente un poco más largo que el metanoto (Figura 64.23); en formas aladas, ala anterior con sedas marginales largas pero membrana casi ausente (Figura 64.23); longitud del espécimen usualmente 2 mm o menos, con mesosoma y metasoma muy ampliamente unidos (Figura 64.23), y con tarsos de 5 segmentos ...

..... **Signiphoridae**

- Propodeo sin área triangular mediana definida por surcos; escudelo al menos tan largo como ancho o mucho más largo que el metanoto (Figuras 64.24 a 64.26); en formas aladas, ala anterior usualmente con sedas marginales cortas (Figuras 64.37 a 64.39) y/o con membrana extensivamente sedosa (Figuras 64.68, 64.70); espécimen frecuentemente con mesosoma y metasoma separados por una constricción distinguible (Figuras 64.24 a 64.26) o tarsos de 3 segmentos (Figura 64.78) o de 4 segmentos **6**

6(5) Longitud del espécimen menos de 1.5 mm y con tarsos de 3 segmentos (Figura 64.78); formas aladas con vena posmarginal ausente o virtualmente ausente y sedas de la membrana frecuentemente alineadas en filas longitudinales o radiales (Figura 64.38); espolón protibial corto, recto e inconspicuo (Figura 64.10); antena corta (Figura 64.78) con máximo 4 segmentos entre pedicelo y clava ... **7**

- Longitud del espécimen frecuentemente mucho mayor, pero al menos tarsos de 4 o 5 segmentos (excepto algunos machos ápteros altamente modificados, ver numeral 38); formas aladas frecuentemente con vena posmarginal distinguible y sedas no alineadas en filas distinguibles (Figura 64.37) y/o espolón protibial comparativamente largo y curvo (Figura 64.11); longitud de la antena variable, pero frecuentemente con al menos 5 segmentos entre pedicelo y clava **8**

7(6) Mesosoma y metasoma separados por constricción distinguible; cabeza con sutura en forma de V extendida a través de la cara entre el nivel del ocelo anterior y el ápice de la región interantenal (Figura 64.35); mesonoto con escultura reticulada levantada distinguible

..... **Eulophidae (Trisecodes)**

- Mesosoma y metasoma ampliamente unidos (Figura 64.78); cabeza con sutura, si presente, transversa; mesonoto sin escultura levantada **Trichogrammatidae**

8(6) Cabeza con patrón en forma de H que consiste en líneas más conspicuas transversas separando entre sí el vértice y la cara y frecuentemente líneas menos conspicuas a lo largo de la margen interna del ojo sobre el vértice y la cara (Figura 64.12, flechas); formas aladas con membrana del ala posterior casi siempre originándose distalmente del

Figura 64.6



Figura 64.7

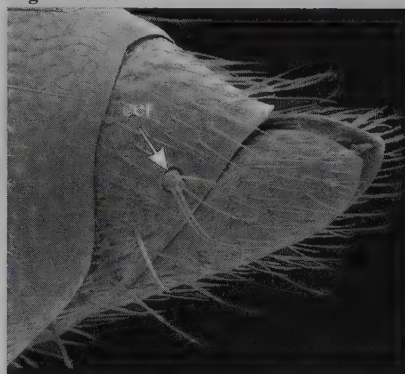
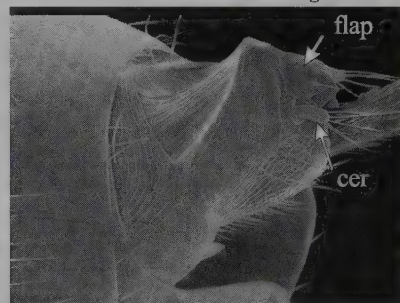


Figura 64.8



Figura 64.9



Figuras 64.6–64.9: 64.6–64.8 Ormyridae: 64.6 habitus lateral; 64.7 ápice gastral; 64.8 escultura gastral. 64.9 Torymidae (Toryminae), ápice gastral.

tallo (Figura 64.70, flecha) o compuesta solamente de tallo; tórulos casi siempre conspicuamente más cercanos al ojo que entre si (Figura 64.12) **Mymaridae**

- Cabeza algunas veces con patrón transverso, en forma de V o X, de líneas en la cara sobre los tórulos (Figura 64.35), pero no como se describen arriba; formas aladas con membrana del ala posterior originándose al menos desde cerca de la base (Figura 64.68, flecha); tórulos usualmente cercanos o más cercanos entre si que a los ojos (Figuras 64.29 a 64.33, 64.35) **9**

9(8) Mesopleura más larga que alta y por lo general uniformemente convexa (Figuras 64.13, 64.14, 64.62), pero al menos con región posteriormente agrandada (algunas veces plana o ligeramente deprimida) extendida hasta la mitad de su longitud y su altura; mesosterno usualmente con pequeña región membranosa anterior a cada mesocoxa (Figura 64.64, flecha) y/o mesotarso centralmente con clavijas o fuertes espinas a lo largo de uno o ambos bordes (Figura 64.15); espolón mesotibial por lo general claramente robusto (Figura 64.15) **10**

- Mesopleura de subcuadrada hasta más alta que larga y con depresión oblicua a vertical o surco extendido desde la mesocoxa hasta cerca de la base del ala anterior (Figuras 64.1 a 64.3, 64.5, 64.6, 64.17, 64.18, 64.61); mesosterno limitando las bases de las mesocoxas, y mesotarso por lo general ventralmente con espinas a manera de cerdas (Figura 64.16); espolón mesotibial usualmente más delgado, como una aguja (Figura 64.16) **13**

10(9) Prepecto bulboso y proyectado anteriormente al lado del pronoto (Figura 64.62) **Tanaostigmatidae**

- Prepecto plano y no conspicuamente proyectado anteriormente al lado del pronoto (Figuras 64.13, 64.14) **11**

11(10) Mesocoxa con punto anterior de inserción mucho más cercano a la procoxa que a la metacoxa, en o anterior a la línea media de la mesopleura (Figura 64.13, línea punteada); formas aladas usualmente con vena marginal más corta que la vena estigmal (Figura 64.39); axilas por lo general transversalmente triangulares con ángulos internos tocando o casi tocando (Figura 64.58) **Encyrtidae**

- Mesocoxa con punto anterior de inserción mucho más cercano a la metacoxa que a la procoxa, claramente posterior a la línea media de la mesopleura (Figura 64.14, línea punteada); formas aladas con vena marginal más larga que la vena estigmal; axilas casi tan largas como anchas o más largas que anchas (Figura 64.14) y algunas veces ampliamente separadas (Figuras 64.26, 64.60) **12**

12(11) Mesoescudo con lóbulos medianos y laterales diferenciados por notaulos con surcos ampliamente separados y extendidos hasta la articulación transescudal

Figura 64.10



Figura 64.11

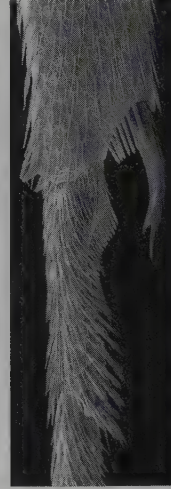


Figura 64.12

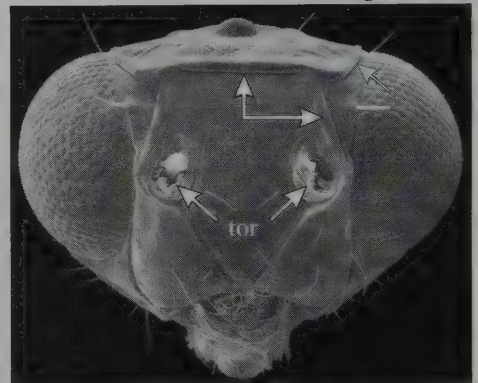


Figura 64.13

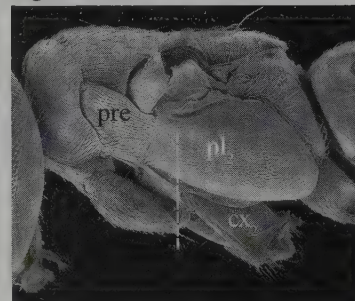
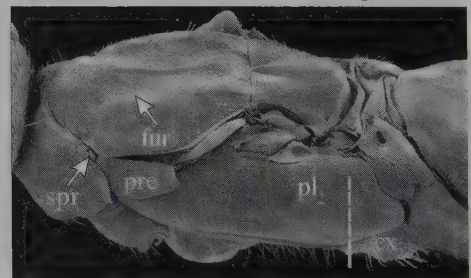


Figura 64.14



Figuras 64.10–64.14: 64.10–64.11 Espolón protibial: 64.10 Eulophidae; 64.11 Pteromalidae. 64.12 Mymaridae, cabeza. 64.13–64.14 Mesosoma: 64.13 Encyrtidae; 64.14 Eupelmidae (Eupelminae).

(Figuras 64.26, 64.76); flagelo con máximo 7 segmentos, incluyendo segmentos funiculares (Figura 64.76)

..... **Aphelinidae** (en parte)

- Mesoscuto con lóbulos mediano y mesoscutal usualmente diferenciados por estrías (Figura 64.14), pero si con notaulos lineales, entonces éstos son evidentes sólo anteriormente y/o entonces con forma de V y reunidos en o antes de la articulación transescudal (Figura 64.60); flagelo con al menos 8 segmentos distinguibles, incluyendo 7 segmentos funiculares (Figura 64.47) ...

..... **Eupelmidae** (en parte)

13(9) Espécimen completamente alado **14**

- Espécimen áptero o braquíptero, el ala anterior algunas veces filamentososa (Figura 64.79) **37**

14(13) Hembra solamente: cabeza aplanada o en vista lateral más o menos en forma de cuña pero proyectada hacia adelante (prognata); mandíbula ventralmente con apéndice plano, dentado o aserrado (Figura 64.2); primer segmento flagelar usualmente con proyección aguda (Figura 64.2); patas con protibia y usualmente metatibia mucho más corta que el respectivo fémur y ambos pro- y metafémures mucho más ensanchados que el mesofémur (Figura 64.2) **Agaonidae** (Agaoninae)

- Ambos sexos: cabeza variable pero usualmente proyectada subverticalmente (hipognata) (Figuras 64.1, 64.3, 64.5, 64.6); mandíbula sin apéndice; primer segmento flagelar sin proyección; patas con protibia y metatibia casi tan largas como el fémur respectivo y no conspicuamente más ensanchadas que el mesofémur (Figuras 64.1, 64.6) **15**

15(14) Ala anterior con vena estigmal relativamente larga, al menos dos veces la longitud de la vena posmarginal corta y virtualmente en ángulo recto con la vena marginal, y con vena marginal menos de un tercio de longitud de la celda costal (Figura 64.44); tarsos de 4 segmentos; cuerpo amarillento a negro sin lustro metálico

..... **Agaonidae** (Epichrysomallinae)

- Ala anterior con venación usualmente diferente de la descrita arriba, pero si la vena estigmal es relativamente larga y virtualmente está en ángulo recto en relación con la vena marginal corta (Figura 64.43), entonces tarsos de 5 segmentos; cuerpo frecuentemente con lustro metálico distinguible **16**

16(15) Patas con todos los tarsos de 4 segmentos; espolones protibiales, excepto en ocasiones extremadamente raras, en forma de aguja, rectos y usualmente cortos e inconspicuos (Figuras 64.10, 64.52); flagelo usualmente con 4 o menos segmentos funiculares **17**

- Patas con al menos pro y metatarsos de 5 segmentos; espolón protibial usualmente distinguible, curvo y hendido

Figura 64.15



Figura 64.16



Figura 64.17

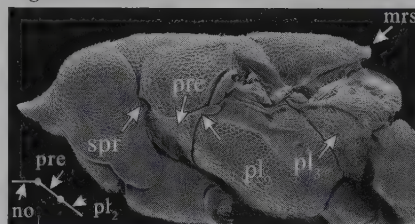


Figura 64.18

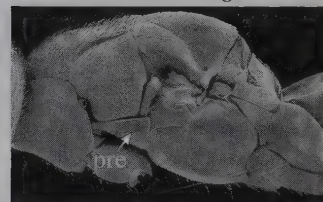


Figura 64.19

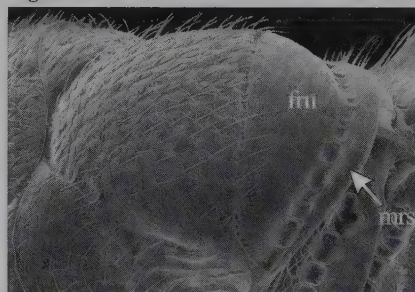


Figura 64.20



Figuras 64.15–64.20: 64.15–64.16 Eupelmidae (Eupelminae), meso-tarso. 64.17–64.18 Mesosoma: 64.17 Pteromalidae (Cleoninae); 64.18 Eupelmidae (Eupelminae). 64.19 Torymidae (Toryminae), escudelo. 64.20 Eupelmidae (Eupelminae), ápice de la tibia.

apicalmente (Figuras 64.11, 64.53); flagelo usualmente con al menos 5 segmentos funiculares a menos que el espécimen sea diminuto 20

17(16) Macho solamente: propodeo extensivamente sedoso medialmente entre espiráculos propodeales (Figura 64.25); flagelo con 6 segmentos funiculares; gáster frecuentemente con ápice del primer tergo curvo hacia abajo, resultando en ligera constricción entre el primer y segundo tergo; constricción visible dorsalmente como estría transversa (Figura 64.25) y en vista lateral como muesca en forma de V entre tergos **Tetracampidae** (en parte)

- Ambos sexos: propodeo con lados variablemente sedosos, pero medialmente desnudo entre los espiráculos propodeales; flagelo con máximo 5 segmentos funiculares; gáster con superficie dorsal uniforme, sin depresión entre el primer y segundo tergos 18

18(17) Espolón protibial corto y recto, como aguja (Figuras 64.10, 64.52); mesosoma y metasoma separados por constricción (Figura 64.77); antena variable **Eulophidae**

- Espolón protibial robusto, curvado y hendido (Figuras 64.11, 64.53), o si como aguja, entonces mesosoma y metasoma muy ampliamente unidos (Figuras 64.76, 64.78) y antena con 5 o 6 segmentos, incluyendo maza sin segmentos 19 (raros)

19(18) Antena de 11 segmentos, incluyendo maza de 4 segmentos (Figura 64.49); escudelo con surco crenulado diferenciando un borde marginal inclinado a lo largo de su margen posterior extrema (Figura 64.63).....

..... **Pteromalidae** (*Idioporus*)

- Antena con 7 segmentos o menos, incluyendo como mucho una maza de 3 segmentos; escudelo uniformemente esculpado hasta el ápice, sin borde marginal (Figura 64.26) **Aphelinidae** (en parte)

20(16) Longitud del cuerpo menor de 1.5 mm, con meso y metasoma ampliamente unidos (Figura 64.76, líneas punteadas), aun si ligeramente separados (Figura 64.26, líneas punteadas); antena máximo de 8 segmentos, incluyendo máximo 4 segmentos funiculares; ala anterior con vena marginal alargada, vena estigmal corta, y vena posmarginal muy corta o ausente (Figura 64.37); mesoescudo con notaulos profundos y rectos, axilas con amplia separación posterior (Figuras 64.26, 64.76)

..... **Aphelinidae** (en parte)

- Longitud del cuerpo frecuentemente al menos de 2 mm y/o meso y metasoma separados por constricción clara (Figuras 64.3, 64.5, 64.6, 64.24, 64.25) o si unidos al menos más estrechamente unidos (Figura 64.77, líneas punteadas); antena usualmente al menos de 9 segmentos incluyendo al menos 5 segmentos funiculares, pero si con

Figura 64.21

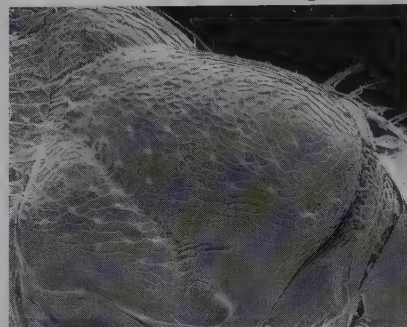


Figura 64.22



Figura 64.23

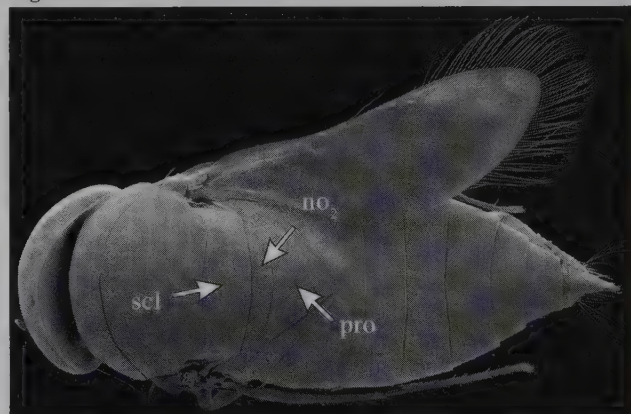
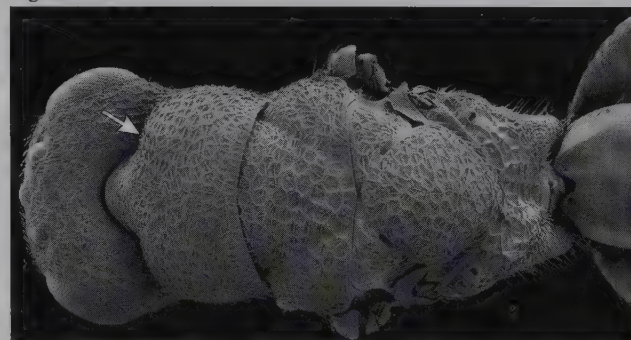


Figura 64.24



Figuras 64.21-64.24: 64.21 Escudelo; 64.22 Eurytomidae, cabeza y pronoto; 64.23 Signiphoridae, habitus dorsal; 64.24 Eurytomidae, cabeza y mesosoma.

sólo 4 segmentos funiculares, entonces ala anterior con venas estigmal y posmarginal distinguibles; mesoescudo variable 21

21(19) Propodeo extenso y conspicuamente sedoso medialmente entre los espiráculos propodeales, las sedas en cada lado dirigidas hacia la línea media (Figura 64.25); espolones protibiales inconspicuos, cortos y delgados (Figura 64.10) **Tetracampidae** (en parte)

- Propodeo variablemente sedoso lateralmente pero entera o casi enteramente desnudo medialmente entre los espiráculos propodeales; espolones protibiales bastante robustos y conspicuos (Figura 64.11) 22

22(21) Mesosoma en vista lateral con mesoescudo abruptamente convexo encima del pronoto (Figura 64.3), con pronoto vertical y en vista dorsal no visible medialmente; mandíbulas similares a una hoz (cuando abiertas, Figura 64.33) o delgadas en vista lateral, planas y ampliamente cruzadas, una arriba de la otra (cuando cerradas, Figura 64.3); gáster peciolado; pecíolo cilíndrico más largo que ancho (con frecuencia conspicuamente así, Figura 64.3) **Eucharitidae**

- Mesosoma en vista lateral con mesoescudo frecuentemente convexo encima del pronoto, pero no abruptamente así; pronoto usualmente visible en vista dorsal (Figuras 64.23 a 64.25), incluso si solamente como una margen lineal medialmente (Figura 64.26); mandíbulas variables, pero en vista lateral comparativamente anchas con superficie externa convexa y vertical u oblicuamente angulada (Figura 64.5), y con frecuencia sólo ligeramente cruzadas cuando cerradas (Figuras 64.12, 64.29); gáster con pecíolo frecuentemente transverso e inconspicuo 23

23(22) Gáster con uno o más tergos presentando banda transversa de fosas distinguibles o crénulas con patrón arqueado que incluye una sola seta proyectada desde el ápice de cada cresta longitudinal formando la crénula (Figuras 64.6, 64.8); metatibia con dos espolones apicales curvos muy gruesos (Figura 64.6, flecha) **Ormyridae**

- Gáster con tergos lisos o uniformemente esculturados; metatibia con espolones variables, pero bastante largos y curvos si son delgados, y virtualmente rectos si son gruesos 24

24(23) Prepecto fusionado al pronoto (Figura 64.5) o al menos rígidamente unido al pronoto en el mismo plano como pronoto y mesopleura (Figura 64.5, esquema); mesosoma robusto, casi tan alto como largo, muy esclerotizado; dorso de pronoto y mesonoto con puntos pilíferos como superficie de dedal o bola de golf (Figura 64.5); gáster triangular en vista lateral con tergos 1 y 2 usualmente fusionados dorsalmente pero al menos el margen lateral

Figura 64.25

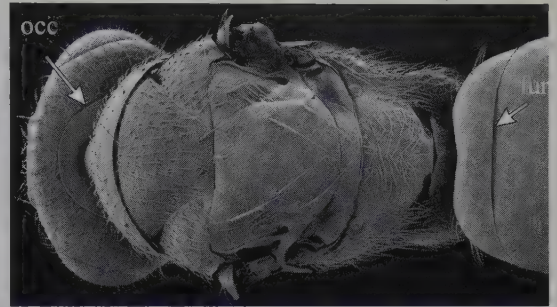


Figura 64.26

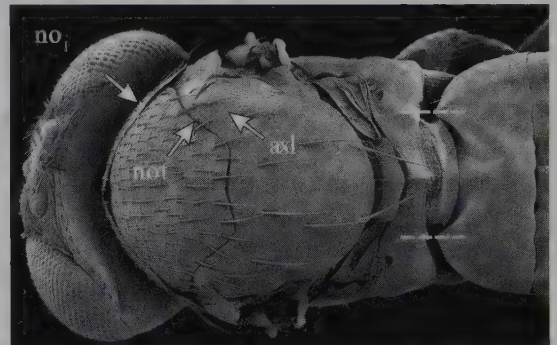


Figura 64.27

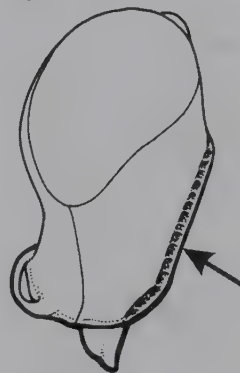


Figura 64.28

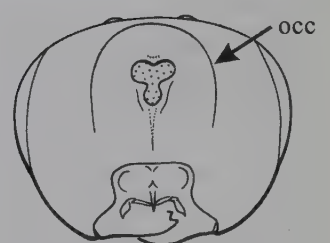


Figura 64.29

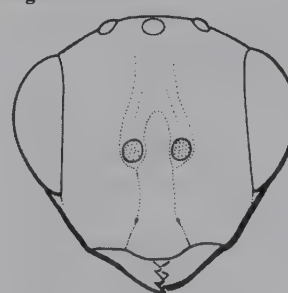
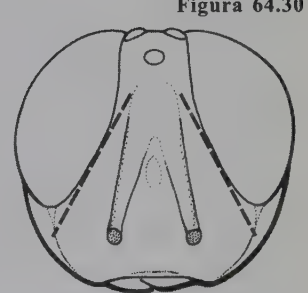


Figura 64.30



Figuras 64.25-64.30: 64.25 Tetracampidae, cabeza y mesosoma; 64.26 Aphelinidae. 64.27-64.30 cabeza: 64.27 Chalcididae; 64.28-64.29 Torymidae; 64.30 Pteromalidae (Cleonyminae).

del tergo I ampliamente curvo posteriormente y tergos compuestos cubriendo al menos la mitad del gáster (Figura 64.5); flagelo compacto (Figura 64.5) con 7 segmentos funiculares y un solo anillo (Figura 64.32)

Perilampidae (Perilampinae)

- Prepecto variable en tamaño y estructura pero no rígidamente unido al pronoto (Figuras 64.1, 64.6, 64.17, 64.18) y con la mesopleura formando un ángulo relativo al panel pronotal (Figura 64.17, esquema) o margen posterior del panel pronotal separada de o yaciendo encima del margen anterior del prepecto; otras características variables ... 25

25(24) Metasoma con pecíolo alargado y gáster triangular alto, con tergos I y II de talla similar y usualmente encerrando los segmentos gastrales siguientes, pero al menos con margen lateral de Gt1 ampliamente curvo posteriormente (Figura 64.5); flagelo relativamente corto y compacto con 7 segmentos funiculares y un solo anillo (Figura 64.32); ambas mandíbulas con dos dientes agudos (Figura 64.32)

Perilampidae (Chrysolampinae)

- Metasoma frecuentemente sésil, pero al menos el gáster sin la descripción de arriba; flagelo variable pero delgado, alargado y/o con 2 o más anillos; mandíbula con uno o más dientes, frecuentemente tridentada o estructurada de otra manera 26

26(25) Pronoto en vista dorsal con collar cuadrado a rectangular al menos tan largo como el mesoescudo, el collar frecuentemente con margen posterior encorvada pero los lados subparalelos y margen anterior usualmente como hombros a ambos lados del cuello, el cual posee una concavidad estrecha (Figura 64.24) que en vista lateral está inclinada hacia un collar horizontal (Figura 64.22); cuerpo rara vez con lustro metálico, usualmente negro, amarillo o marrón, y mesosoma con frecuencia toscamente esculpado dorsalmente (Figura 64.24); cabeza sin carena occipital (Figuras 64.22, 64.24); escudelo sin freno (Figura 64.24); vena estigmal en ángulo obtuso con la vena marginal y por lo común obviamente más corta que la vena posmarginal

Eurytomidae

- Pronoto por lo general fuertemente transverso y más corto que la mitad del largo del mesoescudo, pero si más largo, entonces usualmente estructurado en forma diferente, frecuentemente más o menos en forma de campana sin hombros abruptos o sin cuello inclinado diferenciado del collar horizontal (Figura 64.57); cuerpo, si no metálico, por lo común bastante liso o cabeza con carena occipital (Figuras 64.6, 64.25, 64.57) y/o escudelo con freno (Figuras 64.19, 64.71), o ala anterior con vena estigmal relativamente larga, virtualmente en ángulo recto con la vena marginal y frecuentemente tan larga o más larga que la vena posmarginal (Figura 64.43) 27

Figura 64.31

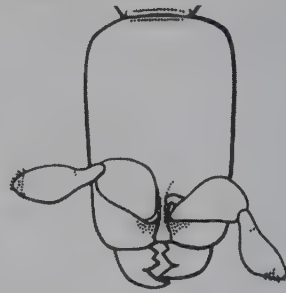


Figura 64.32

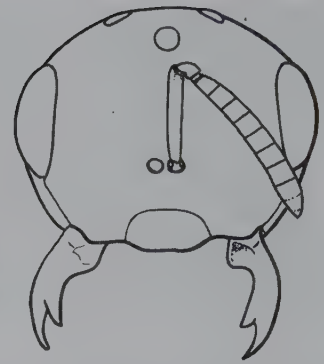


Figura 64.33

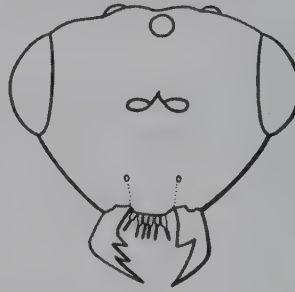


Figura 64.34

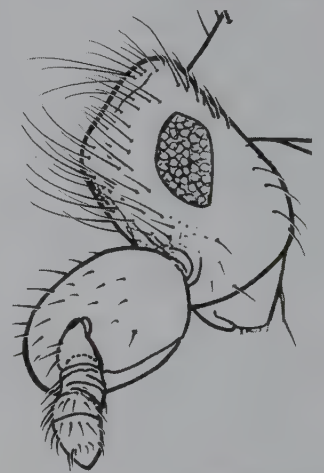


Figura 64.35

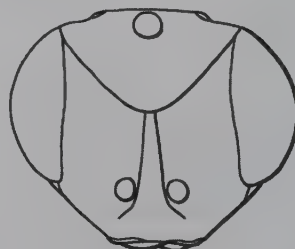


Figura 64.36

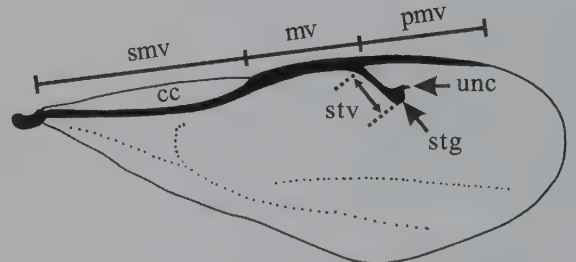
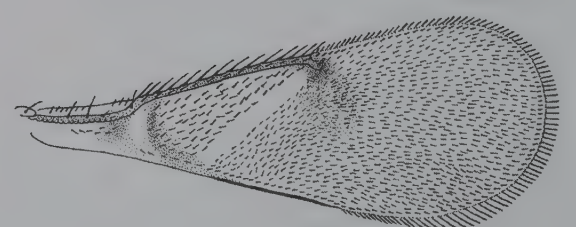


Figura 64.37



Figuras 64.31-64.37: 64.31-64.35 Cabeza: 64.31 Torymidae, *Torymus* (*Nannocerus*) sp.; 64.32 Perilampidae (Chrysolampinae); 64.33 Perilampidae (Perilampinae); 64.34-64.35 Eulophidae. 64.36-64.37 ala anterior: 64.36 esquema; 64.37 Aphelinidae.

27(26) Vena estigmal con estigma agrandado y alargado posterior al uncus, más largo que su propio ancho o altura de la celda costal (Figura 64.42); cabeza con carena occipital (Figuras 64.6, 64.25, 64.28); pronoto cuadrado a subcónico **Torymidae** (en parte)

- Vena estigmal con estigma por lo común no conspicuamente agrandado, pero si es así, entonces más ancho que largo o cabeza sin carena occipital y pronoto fuertemente transverso **28**

28(27) Complejo escutelar-axilar con región cuadrada, más o menos en forma de vidrio de reloj, diferenciada entre las axilas por una margen anterior truncada del escudelo, surcos axilulares subparalelos o encorvados, y surco frenal transverso, y con axilas no fuertemente avanzadas anteriormente (Figura 64.59); vena marginal corta, menos de la mitad de la longitud de la celda costal y poco más larga que la vena estigmal (Figura 64.43); gáster de la hembra con tergo apical profundamente inciso, rodeado por un pequeño alerón como uña diminuta, y con cercos alargados, como dedos sobre ambos lados del alerón (Figura 64.67); vainas del ovipositor filamentosas y conspicuamente exertadas **Agaonidae** (Sycophaginae)

- Complejo escutelar-axilar sin región cuadrada distinguible entre axilas o, si es así, entonces axilas conspicuamente avanzadas anteriores al escudelo y/o vena marginal mucho más larga; gáster de la hembra y vainas del ovipositor variables **29**

29(28) Hembra **30**

- Macho **33**

30(29) Gáster con margen posterior del tergo apical profundamente emarginado, rodeado por un pequeño alerón mediano como uña diminuta (algunas veces cubierto por vainas de ovipositor curvas hacia arriba), con cercos alargados, en forma de dedos proyectados desde el tergo sobre ambos lados del alerón (Figura 64.9); vainas del ovipositor conspicuamente exertas; cabeza usualmente con al menos una fina carena occipital (Figura 64.28); ala anterior frecuentemente con vena estigmal distintivamente corta en relación con la vena marginal (Figura 64.41), pero si la vena estigmal larga, entonces la distancia entre uncus y vena posmarginal subigual en longitud a la altura del estigma (Figura 64.40); metacoxa mucho más grande o larga que la procoxa, subtriangular en sección transversal y unida al cuerpo en ángulo de casi 45° (Figura 64.6, línea punteada) o distintivamente alargada, más de 1.5 veces tan larga como la procoxa **Torymidae** (en parte)

- Gáster con margen posterior del tergo apical ni profundamente emarginado ni con alerón mediano como uña diminuta, aunque rara vez la margen posterior del tergo conspicuamente en forma de \cap sobre las vainas del

Figura 64.38

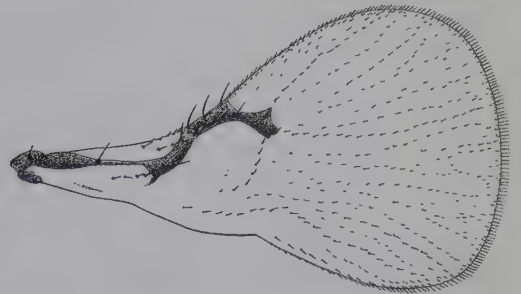


Figura 64.39

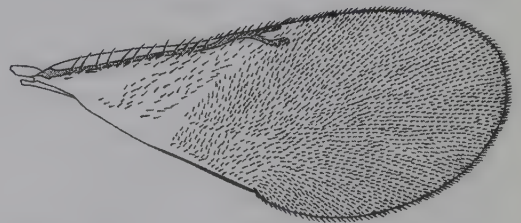


Figura 64.40

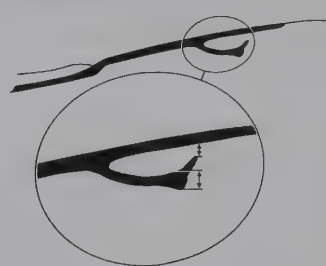


Figura 64.41

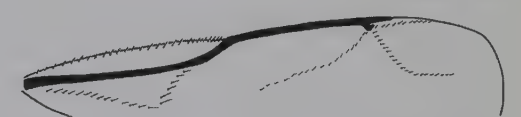


Figura 64.42



Figura 64.43



Figura 64.44



Figuras 64.38-64.44: 64.38 Trichogrammatidae; 64.39 Encyrtidae. Venación del ala anterior: 64.40-64.41 Torymidae (Toryminae); 64.42 Torymidae (Megastigminae); 64.43 Agaonidae (Sycophaginae); 64.44 Agaonidae (Epichrysomallinae).

ovipositor; otras características variables; las vainas del ovipositor con frecuencia sólo ligeramente exertas y cercos como abolladuras en el tergo apical (Figura 64.7), y/o cabeza sin carena occipital, y/o uncus ampliamente separado de la vena posmarginal (Figuras 64.36, 64.69), y/o metacoxa no tan grande o alargada como se describe arriba (Figura 64.1) **31**

31(30) Gáster con cola larga compuesta de uno o dos tergos, estrechados abruptamente y alargados apicalmente, más las vainas del ovipositor, sin cercos basales con respecto a la cola abruptamente estrechada o a las vainas (Figura 64.69) (tergos gastrales alargados algunas veces aparecen como vainas del ovipositor fusionados a lo largo de la línea media); cuerpo con frecuencia parcialmente amarillento a marrón y/o sin escultura distinguible **Agaonidae** (Sycoryctinae)

- Gáster ahusado si alargado; tergo apical con cercos basales a las vainas del ovipositor (hojas usualmente exertas por una longitud menor que la longitud del gáster); cuerpo con lustro metálico usualmente distinguible o al menos oscuro **32**

32(31) Metapleura cuadrada a rectangular, con margen dorsal truncada debajo de la base del ala posterior (Figuras 64.1, 64.61) y/o gáster y vainas del ovipositor más o menos o claramente curva hacia abajo en vista lateral (Figura 64.1); escudelo sin freno o borde marginal diferenciado (Figura 64.1) **Agaonidae** (Otitesellinae, raro)

- Metapleura más o menos triangular, ahusada dorsalmente (Figuras 64.17, 64.18) y ni el ápice del gáster ni las vainas del ovipositor curvas hacia abajo; escudelo algunas veces con casi un cuarto apical diferenciado como freno (Figura 64.19) o con surco o banda de crénulas diferenciando un borde marginal inclinado a lo largo del margen posterior (Figura 64.19) **Pteromalidae** (en parte)

33(29) Flagelo con 7 segmentos funiculares, los segmentos algunas veces se acortan gradualmente hacia el pedicelo pero con máximo un solo segmento basal anular (anillo) conspicuamente diferenciado de los segmentos restantes (Figuras 64.47, 64.48); espolón mesotibial distintivamente largo, casi un tercio de la longitud del mesotarso y algunas veces tan largo como el segmento tarsal basal (Figuras 64.16, 64.54); ojos con márgenes internas que usualmente divergen distintivamente sobre al menos la mitad ventral (Figura 64.30) **34**

- Flagelo usualmente con 6 o menos segmentos funiculares distinguibles y 2 o más segmentos basales conspicuamente diferenciados como anillos (Figura 64.45), o espolón mesotibial rara vez claramente largo, con frecuencia no más de un cuarto de la longitud del mesotarso y distintivamente más corto que el segmento tarsal basal (Figura

Figura 64.45

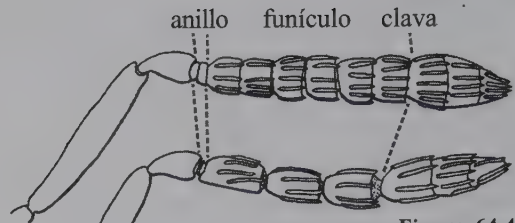


Figura 64.46

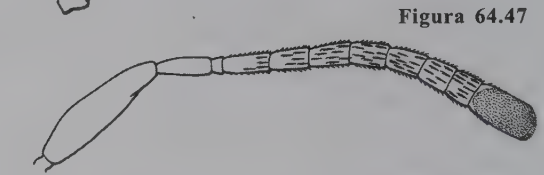


Figura 64.48

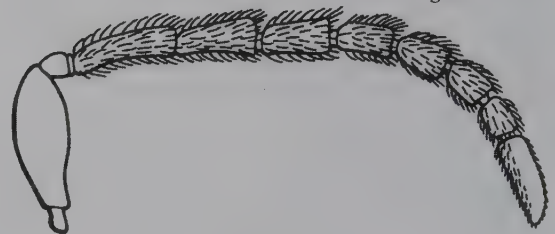


Figura 64.49

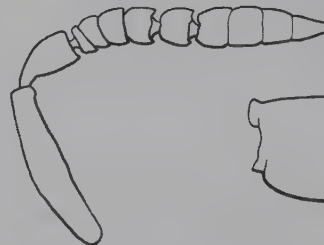


Figura 64.51

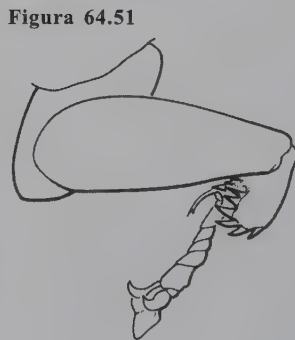


Figura 64.52

Figuras 64.45–64.52: 64.45–64.49 Antena: 64.45–64.46 esquema; 64.47–64.48 Eupelmidae; 64.49 Pteromalidae, *Idioporus* sp. 64.50–64.51 Agaonidae, pata. 64.52 Espolón tibial anterior y tarso.

64.55); ojos con márgenes internas variables, pero frecuentemente paralelas o simétricamente encorvadas (Figuras 64.12, 64.29, 64.32, 64.33, 64.35) 35

34(33) Escudelo sin borde marginal diferenciado a lo largo de la margen posterior, y variablemente sedoso pero sin sedas posterolaterales largas (Figuras 64.18, 64.21); fosas mesocoxales conectadas por región membranosa transversa (requiere remoción de mesocoxas para observar, Figura 64.65); prepecto triangular (Figura 64.18); protibia con al menos una espícula corta, curva a lo largo de la margen dorsoapical (requiere buena óptica, Figura 64.20) **Eupelmidae** (Eupelminae, macho)

- Escudelo con surco o banda de crénulas diferenciando un borde marginal a lo largo de la margen posterior (Figuras 64.17, 64.19) o con seda larga, erecta posterolateralmente (Figura 64.76); fosas mesocoxales separadas medialmente por cutícula (Figura 64.66); prepecto usualmente pedunculado (Figura 64.17, flecha) o protibia sin espículas dorsoapicales **Pteromalidae** (en parte)

35(33) Cabeza casi siempre con, carena occipital, algunas veces fina (Figuras 64.6, 64.25, 64.28); metacoxa conspicuamente larga en relación con la procoxa (Figura 64.69) o subtriangular en sección transversal y ampliamente unida al cuerpo en casi un ángulo de 45° (Figura 64.6, línea punteada); gáster con cercos como dedos proyectados desde el tergo apical (Figura 64.9); ala anterior usualmente con vena estigmal relativamente corta en relación con la vena marginal (Figura 64.41), pero si vena estigmal larga entonces distancia entre uncus y vena posmarginal subigual en longitud a la altura del estigma (Figura 64.40) **Torymidae** (Toryminae)

- Cabeza frecuentemente sin carena occipital, pero si con carena, entonces metacoxa usualmente subcircular en sección transversal, no distintivamente larga en relación con la procoxa, y unida al cuerpo, más o menos dorsalmente, por una base abruptamente estrecha (Figura 64.61); gáster usualmente con cercos como abolladuras en el tergo apical (Figura 64.7); venación del ala anterior altamente variable, pero usualmente diferente de la que se describe arriba 36

36(35) Metapleura cuadrada (margen dorsal transversa debajo de la base del ala posterior, Figuras 64.1, 64.61) o cabeza con clipeo bilobulado y tergo gastral apical con cercos, proyectados como dedos (Figura 64.9); cuerpo en vista lateral algunas veces conspicuamente en forma de \cap ; asociado con higos (*Ficus*).....

..... **Agonidae** (Otitesellinae, Sycoryctinae, raros)
- Metapleura triangular (Figura 64.18); cabeza con clipeo no bilobulado y/o tergo apical gastral con cercos como abolladuras (Figura 64.7); cuerpo no conspicuamente en

Figura 64.53

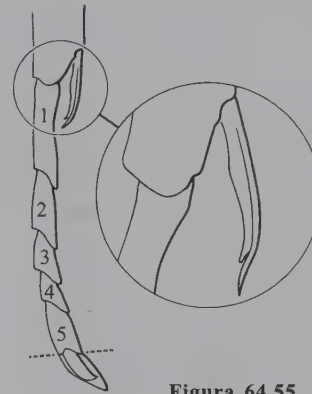


Figura 64.54



Figura 64.56

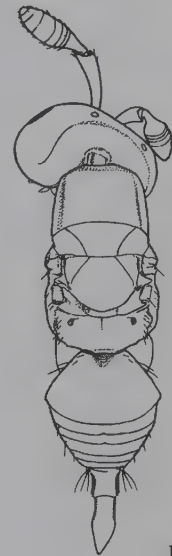


Figura 64.55



Figura 64.57

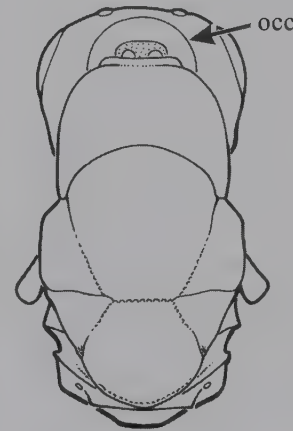


Figura 64.58

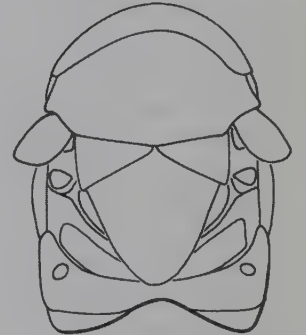
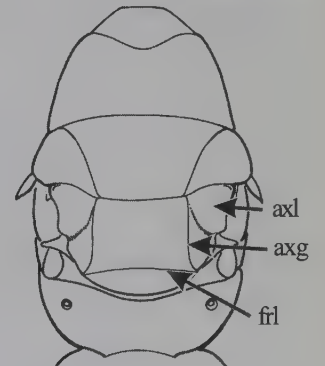


Figura 64.59



Figuras 64.53–64.59: 64.53 Espolón tibial anterior y tarso. 64.54–64.55 Espolón mesotibial y tarso. 64.56 Habitus dorsal. Tormidae, *Physothorax* sp. 64.57 Agonidae (Epichrysomallinae), cabeza y mesosoma dorsal. 64.58–64.59 Mesosoma dorsal: 64.58 Encyrtidae; 64.59 Agonidae (Sycophaginae).

forma de \cap ; solo muy rara vez asociado con higos (*Ficus*) **Pteromalidae** (en parte)

- 37(13)** Tarsos de 4 segmentos; antena de la hembra de 14 segmentos incluyendo maza de 6 segmentos; antena del macho de 13 segmentos incluyendo maza de 5 segmentos; habitus corporal como en la Figura 64.80 **Rotoitidae**
- Tarsos de 4 o 5 segmentos, pero antena de ambos sexos máximo de 13 segmentos incluyendo maza de 3 segmentos **38**

- 38(37)** Macho solamente: mesosoma conspicuamente modificado, con pronoto grande y propodeo frecuentemente diferenciado, pero otros notos ampliamente fusionados (Figuras 64.72 a 64.75, 64.79); cabeza usualmente prognata pero al menos sin ocelos, y ojos ausentes o conspicuamente reducidos (Figuras 64.31, 64.72 a 64.75, 64.79); patas frecuentemente con una o más tibias presentando gruesas espinas (Figura 64.50) o peines de denticulos (Figura 64.51); gáster frecuentemente telescópico y recurvado bajo el cuerpo (Figura 64.75) o con espiráculos grandes (Figura 64.74) o extensiones membranosas (Figura 64.73); asociadas con higos (*Ficus*) **39**
- Ambos sexos: mesosoma no conspicuamente modificado, con pronoto algunas veces grande pero mesoesclero, escudelo, axilas y metanoto diferenciados del propodeo (Figuras 64.56, 64.78); cabeza usualmente hipognata y solo muy rara vez sin ocelos o con ojos reducidos conspicuamente; patas sin espinas gruesas o denticulos; gáster no conspicuamente modificado; usualmente no asociado con higos (*Ficus*) **40**

- 39(38)** Antena de 2 segmentos, compuesta de escapo y flagelo en forma de clava, complejo fusionado de pedicelo y flagelo (Figura 64.31); gáster ovado y proyectado posteriormente **Torymidae** (*Torymus* (*Nannocerus*), raro)
- Antena con más de 2 segmentos; gáster frecuentemente telescópico y recurvado bajo el cuerpo (Figura 64.75) **Agaonidae** (en parte)

- 40(38)** Escapo conspicuamente modificado, fuertemente expandido y ventralmente cóncavo en el ápice o completamente inflado (Figura 64.34); tarsos como mucho de 4 segmentos **Eulophidae** (en parte)
- Escapo no conspicuamente modificado; de tarsos de 5 segmentos **41**

- 41(40)** Mesosoma y metasoma ampliamente unidos (Figuras 64.26, 64.76); mesoesclero con notaulos rectos, surcados, y posteriormente separados ampliamente (Figuras 64.26, 64.76) **Aphelinidae** (en parte)
- Mesosoma y metasoma separados por constricción; mesonoto con notaulos variables, pero frecuentemente curva-

Figura 64.60

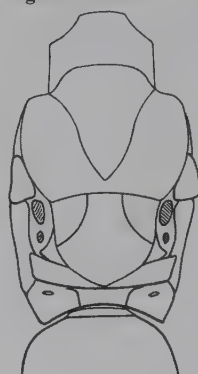


Figura 64.61

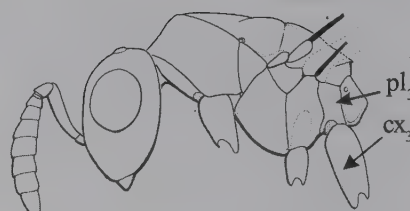


Figura 64.62

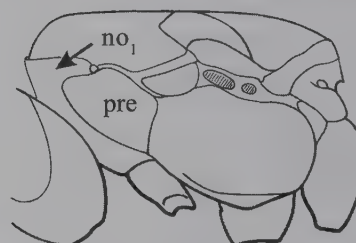


Figura 64.63

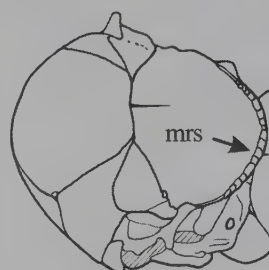


Figura 64.64

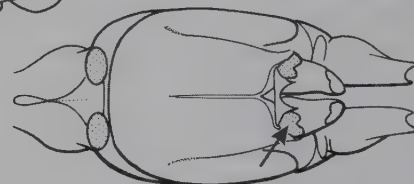


Figura 64.65

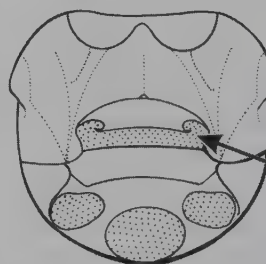


Figura 64.66

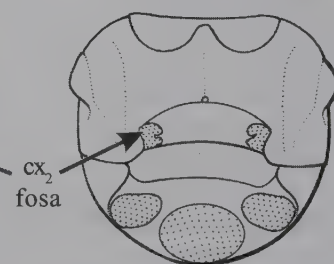
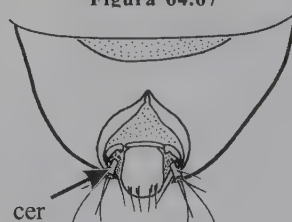


Figura 64.67



Figuras 64.60-64.67: 64.60 Eupelmidae (Calosotinae), mesosoma dorsal. 64.61 Agaonidae (Sycoryctinae). 64.62 Tanaostigmatidae, mesosoma. 64.63 Pteromalidae, Idioporus sp. 64.64-64.66 Mesosoma ventral: 64.64 Eupelmidae; 64.65 Eupelmidae (Eupelminae) macho, coxas removidas; 64.66 Pteromalidae (Cleonyminae), coxas removidas. 64.67 Agaonidae (Sycophaginae), ápice del gáster.

dos, como líneas, o incompletos posteriormente 42

42(41) Macho solamente: flagelo más corto que el escapo y en forma de cono ovoide (Figura 64.56); asociados con

higos (*Ficus*) **Torymidae** (algunos *Physothorax*, raro)
 - Ambos sexos: flagelo más grande que el escapo y filiforme a clavado; no asociado con higos (*Ficus*).....
 ---- **Pteromalidae** (en parte)

Figura 64.68

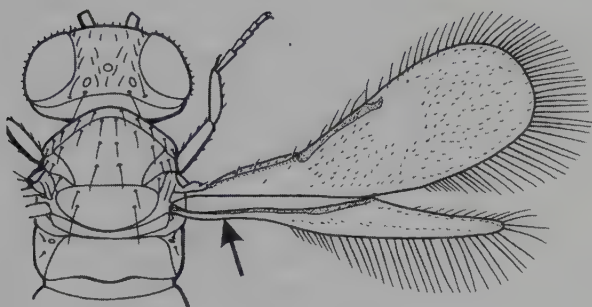


Figura 64.69

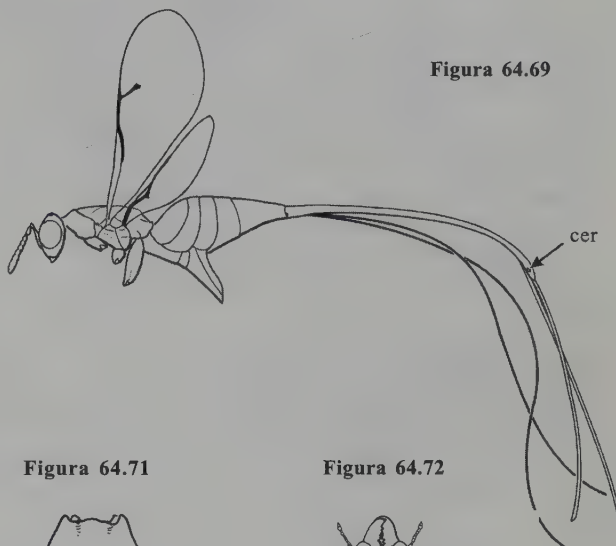


Figura 64.70



Figura 64.71

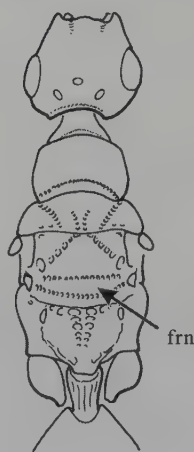


Figura 64.72

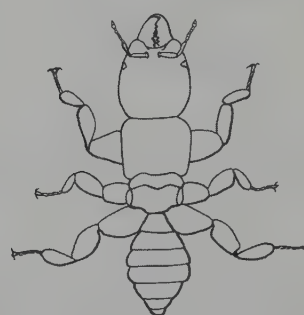


Figura 64.73

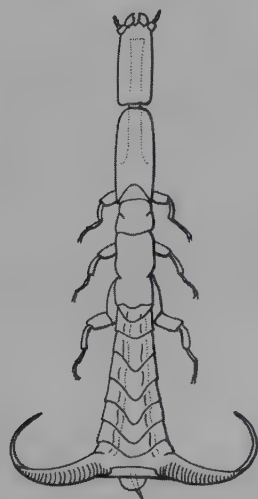


Figura 64.74

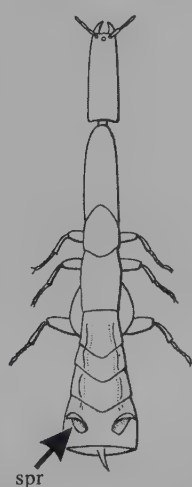


Figura 64.75

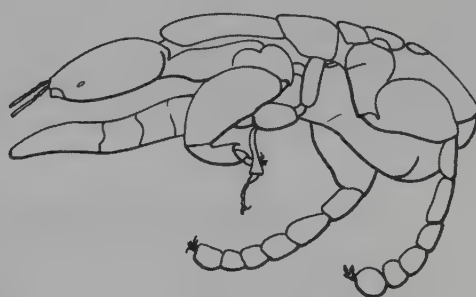
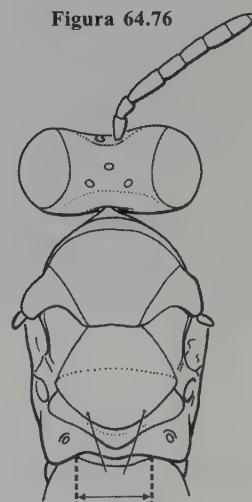


Figura 64.76



Figuras 64.68-64.76: 64.68 Aphelinidae, cabeza y mesosoma; 64.69 Agaonidae (Sycoryctinae), cabeza y lateral; 64.70 Mymaridae, cabeza y mesosoma; 64.71 Pteromalidae, cabeza y mesosoma; 64.72-64.75 Agaonidae, habitus ♂; 64.76 Aphelinidae, cabeza y mesosoma.

Figura 64.77

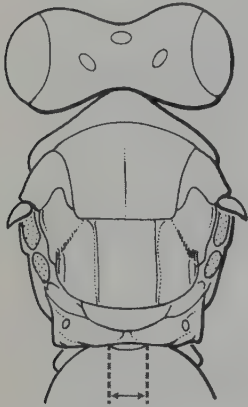


Figura 64.78

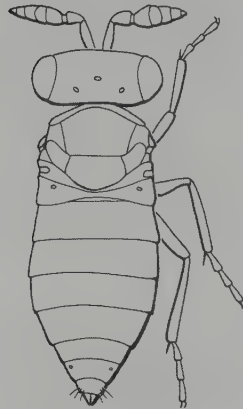


Figura 64.79

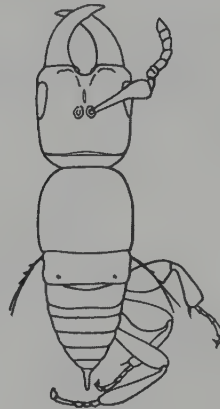


Figura 64.80

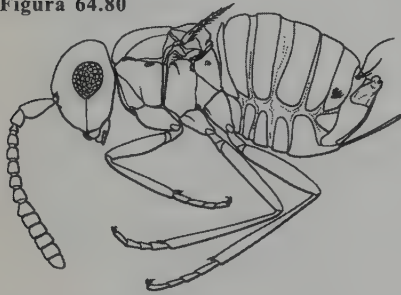


Figura 64.81

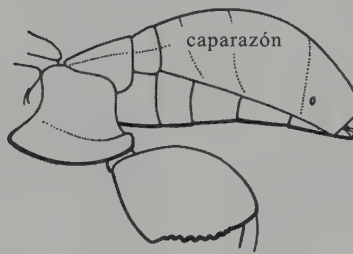
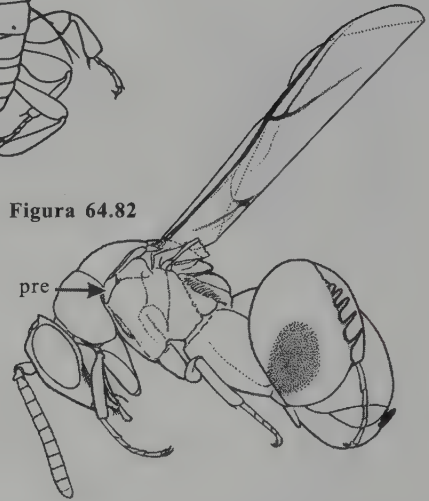


Figura 64.82



Figuras 64.77-64.82: 64.77 Eulophidae, cabeza y mesosoma; 64.78 Trichogrammatidae, habitus dorsal ♂; 64.79 Agaonidae, habitus dorsal ♂; 64.80 Rotoitidae, habitus lateral. 64.81-64.82 Leucospidae: 64.81 gáster, ♂; 64.82 habitus lateral, ♀.

Abreviaturas para las figuras

axg: surco axilular
axl: axila
cc: celda costal
cer: cerco
cx₂: mesocoxa
cx₃: metacoxa
flap: alerón
frn: freno
frl: línea frenal/surco
fur: surco
Gt₁: tergo gastral 1

mda: apéndice mandibular
mrs: borde marginal del escudelo
mv: vena marginal
no₁: pronoto
no₂: mesonoto
no₃: metanoto
not: notaulo
occ: carena occipital
pas: espícula protibial apical
pl₂: mesopleura
pl₃: metapleura

pmv: vena posmarginal
pre: prepecto
pro: propodeo
scl: escudelo
smv: vena submarginal
spr: espiráculo
stg: estigma
stv: vena estigmal
tib: tibia
tor: tórulo
unc: unco ó uncus

Literatura citada

Basibuyuk, H. H. y D. L. J. Quicke. 1995. Morphology of the antenna cleaner in the Hymenoptera with particular reference to non-aculeate families (Insecta). *Zoologica Scripta* 24:157-177.

Bouček, Z. 1988a. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): A*

biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species. CAB International, Wallingford, England.

Bouček, Z. 1988b. An overview of the higher classification of the Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera), pp. 11-23, en:

- Gupta, V. K. (ed.). *Advances in parasitic Hymenoptera research*. E. J. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Campbell, B., J. Heraty, J. Y. Rasplus, K. Chan, J. Steffen-Campbell y C. Babcock. 2000. Molecular systematics of the Chalcidoidea, using 28S-D2 rDNA, pp. 59-73, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera-Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- De Santis, L. 1979. *Catálogo de los himenópteros chalcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Publicación Especial, La Plata.
- De Santis, L. 1983 (1981). Catálogo de los himenópteros chalcidoideos de América al sur de los Estados Unidos. Primer suplemento. *Revista Peruana de Entomología* 24:1-38.
- De Santis, L. 1989. Catálogo de los himenópteros chalcidoideos (Hymenoptera) al sur de los Estados Unidos. Segundo suplemento. *Acta Entomológica Chilena* 15:9-90.
- De Santis, L. y P. Fidalgo. 1994. Catálogo de himenópteros calcidoideos. *Serie de la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 13:1-154.
- Delvare, G. y H. P. Aberlenc. 1989. *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles*. PRIFAS, CIRAD-GERDAT, Montpellier, France.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita-evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Dowton, M., A. D. Austin, N. Dillon y E. Bartowsky. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: The Proctotrupomorpha and Evanioromorpha. *Systematic Entomology* 22:245-255.
- Gauthier, N., J. LaSalle, D. L. J. Quicke y H. C. J. Godfray. 2000. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that elasmids are derived eulophids. *Systematic Entomology* 25:521-539.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymaromatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. 1999. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) - An alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28:125-138.
- Gibson, G. A. P. y J. T. Huber. 2000. Review of the family Rotoitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with description of a new genus and species from Chile. *Journal of Natural History* 34:2293-2314.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymaromatidae -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Gordh, G. 1979. Chalcidoidea, pp. 743-1043, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico, Symphyta and Apocrita (Parasitica)*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Grissell, E. E. y M. E. Schauff. 1997. Chapter 3. Chalcidoidea, pp. 45-116, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. National Research Council of Canada Research Press, Ottawa, Canada.
- Heraty, J. M., J. B. Woolley y D. C. Darling. 1997. Phylogenetic implications of the mesofurca in Chalcidoidea (Hymenoptera), with emphasis on Aphelinidae. *Systematic Entomology* 22:44-65.
- Noyes, J. S. 1978. On the numbers of genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera) in the world. *Entomologist's Gazette* 29:163-164.
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001* (2nd ed.). CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.
- Noyes, J. S. 2003. *Universal Chalcidoidea database*. (URL: <http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html>).
- Peck, O., Z. Bouček y A. Hoffer. 1964. Keys to the Chalcidoidea of Czechoslovakia (Insecta: Hymenoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 34:1-125.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. N. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidea. *Journal of Natural History* 28:635-682.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Rasplus, J. Y., C. Kerdelhué y G. Mondor. 1998. Molecular phylogeny of fig wasps (Hymenoptera). Agaonidae is not monophyletic. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 321:21-31.
- Ronquist, F., A. P. Rasnitsyn, A. Roy, K. Eriksson y M. Lindgren. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. *Zoologica Scripta* 28:13-50.

Familia Chalcididae

G. Delvare y D. C. Arias-Penna

Diagnosis

Coloración negra o marrón, o completamente amarilla o roja; cabeza y mesosoma con cutícula dura y algunas partes usualmente con grabados ásperos; antena de entre 9 y 11 flagelómeros (un género del Viejo Mundo *Smicromorpha* presenta 7 segmentos), generalmente con anelo; notaulos generalmente completos; prepecto pequeño y difícil de distinguir; metafémur largo y comprimido, en la parte ventral serrado o dentado al menos hasta una tercera parte del borde apical; metatibia curva; dimorfismo sexual mínimo. Figura 65.1.

En su mayoría, los Chalcididae presentan una coloración predominantemente negra que varía de marrón claro a completamente amarilla o rojiza o la combinación de negra y amarilla, rara vez los especímenes presentan lustres metálicos como en el caso de *Notaspidium* (Haltichellinae) y de *Dirhinus* (Dirhininae); cabeza y mesosoma están fuertemente esclerotizados y en ciertas partes usualmente presentan grabados ásperos; parte dorsal de la cabeza algunas veces con proyecciones (cuernos) en cada ojo y entre la depresión de las escrobas (Dirhininae); parte posterior de la gena bordeada por una carena o puente usualmente desarrollado; antena se inserta por debajo (Epitraninae, Haltichellinae, algunos Dirhininae) o al nivel o por arriba del nivel de la margen ventral del ojo (Chalcidinae, Smicromorphinae, algunos Dirhininae); si el número de segmentos antenales está entre 5 y 7 flagelómeros, estos son más cortos que la longitud del ojo (Smicromorphinae) o si la antena presenta entre 9 y 11 flagelómeros, estos son más largos que la longitud del ojo, el primer flagelómero presenta o no una estructura a manera de anillo, el anelo; pronoto con collar cuadrado a subrectangular y transversal (con frecuencia



Figura 65.1

margen posterior sin curvas evidentes) o rara vez (Smicromorphinae) el collar en vista dorsal es casi lineal, pero con la margen lateral recta y no se extiende hasta la tégula (cf. en Leucospidae); prepecto muy estrecho y pequeño, difícil de distinguir; en la mesopleura depresión del fémur superficial, y su longitud es mayor que la longitud del fémur; especímenes alados; ala anterior no se dobla longitudinalmente, algunas veces venación reducida con una mancha oblonga en el ápice de la vena submarginal (Haltichellinae), pero usualmente venas marginal y estigmal presentes, vena marginal usualmente más larga que la vena estigmal, y vena postmarginal puede ser larga o no presentarse; tarso con 5 segmentos; metacoxa larga y en la sección transversal es subcircular a muy larga y subtriangular; metafémur largo, comprimido y en la parte ventral del tercio apical es serrado o con dientes grandes o pequeños; usualmente metatibia curva, ápice truncado y con 2 espolones apicales (Haltichellinae) o metatibia con ápice puntiagudo y con uno o ningún espolón; en el metasoma peciolo varía desde transversal a largo y delgado, rara vez se inserta por arriba del propodeo adyacente al metanoto (Smicromorphinae) o con carenas longitudinales (Epitraninae); tergo postpeciolar se encuentra separado; vainas del ovipositor ligeramente expuestas. En general los miembros son de fácil reconocimiento, incluyendo la familia bizarra Smicromorphinae (Gibson 1993).

Filogenia

Gibson (1993) sugiere que Chalcididae es parafilético con respecto a Leucospidae porque la familia está definida por una combinación de caracteres apomórficos que también tienen los Leucospidae y por caracteres plesiomórficos que los diferencia de los Leucospidae. Según Wijesekara (1997a) Chalcididae es monofilético y las características que lo soportan son:

- Labio expuesto y contiguo a la margen anterior del clipeo.
- Base de las mandíbulas expuesta y recta.
- Las salientes paraescutal y axilar convergen en la articulación transescutal.
- Saliente de la gena presente. Sin embargo algunos Eurytomidae y Pteromalidae también poseen la saliente de la gena (Wijesekara 1997a) y Darling (1988) considera que la estructura del labio es el plan general de los Chalcidoidea, las otras características pueden ser autapomorfías de Chalcididae pero se requieren estudios más detallados para comparar estas características dentro de Chalcidoidea y con otros Chalcidoidea, especialmente Eurytomidae.

Delvare (2004) menciona dos sinapomorfías para Chalcididae: el labro se parece a una raya transversa, a menudo reclinada y el área frenal del escutelo se asemeja a una fila crenulada.

Wijesekara (1997a) considera:

- El área frenal del escutelo débilmente demarcada.
- La tibia posterior diagonalmente truncada.
- La tibia posterior con un solo espolón, todas son características altamente homoplásicas que no permiten determinar el tipo de relación familiar de Chalcididae.

Copland y King (1972) estudiaron el sistema reproductivo de las hembras de Chalcididae e indicaron que algunos caracteres reproductivos que comparten con los Eulophidae son convergentes debido a que representantes de ambas familias parasitan hospederos similares. Además, Quicke *et al.* (1994) estudiaron si el ovipositor de los Chalcididae y Leucospidae presenta en la parte media un mecanismo que interconecta las valvas superiores con las inferiores; observaron que ese mecanismo se presenta en las hembras de Chalcididae y está ausente en las hembras de Leucospidae; también reportan que algunas familias de Chalcidoidea presentan tal mecanismo y otras no.

Basado en el análisis cladístico de 24 géneros Wijesekara (1997a) propone que Chalcidinae es parafilético con respecto a las demás subfamilias y propone clasificar a los Smicromorphinae en Chalcidinae, los Epitraninae en Dirhininae y reconocer a Cratocentrinae y Brachymeriinae como subfamilias. Delvare (1988, 1992) analizó el tipo de relaciones de

Chalcidini en el Neotrópico y Wijesekara (1997b) analiza la filogenia de Cratocentrini y Phasgonophorini.

Taxonomía

El estudio de la fauna de Chalcididae en el Neotrópico se inició con una secuencia de descripciones de especies; gran parte de los taxones actuales fueron descritos a finales del siglo XVIII. A inicios del siglo XIX Fabricius realizó varias descripciones mientras que Ashmead y Cameron hicieron sus contribuciones finalizando el siglo. Una segunda secuencia fue iniciada por Burks (1939a, 1939b, 1960, 1977, 1979), quien revisó varios taxones y proporcionó claves en su mayoría para la región neártica, además Steffan (1973) hizo la revisión de los géneros *Stypiura* y *Parastypiura* para el Neotrópico. Entre tanto, De Santis (1967, 1979, 1980, 1983, 1989) realizó nuevas combinaciones, especialmente para la tribu Chalcidini y De Santis y Fidalgo (1994) ofrecieron catálogos para las especies del Neotrópico. Halstead (1986, 1987, 1991a, 1991b, 1991c, 2000) hizo revisiones principalmente en la subfamilia Haltichellinae e incluyó descripciones de nuevas especies. Bouček (1992) y Delvare (1992) escribieron una síntesis del conocimiento actual de las especies neotropicales, propusieron claves hasta el nivel de género, revisaron muchas especies y realizaron un estudio filogenético de la tribu Chalcidini, que es la tribu más importante de la fauna regional y Delvare (1995) ofrece claves para el reconocimiento de tribus presentes en Costa Rica.

Siguiendo a Bouček (1988), aquí se reconocen 5 subfamilias para Chalcididae: Epitraninae, Dirhininae, Chalcidinae, Haltichellinae y Smicromorphinae. Este autor ubica a Brachymeriinae como una tribu de Chalcidinae.

Noyes (2002) registró alrededor de cuatrocientas especies de Chalcididae en el Neotrópico. Es importante resaltar que él no incluyó las especies tipo que no pudieron ser examinadas, estaban perdidas o fueron destruidas. La mayoría de ellas pertenecen a la tribu Chalcidini y fueron descritas en el género *Smicra*. De Santis (1979, 1980) transfirió esas especies a *Spilochalcis*, pero no hay evidencia de que pertenezcan a *Comura*, sinónimo senior de este género. *C. side* (Walker) también fue reportada por De Santis (1979) pero Delvare (1992) demostró que esto era resultado de una mala determinación de *C. torvina* (Cresson); la verdadera *C. side* fue conocida antes del año 1992 como *Spilochalcis flavopicta* (Cresson) y todos los registros biológicos de hospederos mencionados por Peck (1963) y por Burks (1979) para *C. side* actualmente conciernen a *C. torvina*. Es más, especies descritas posteriormente como *C. albifrons* (Walsh 1861) y *C. leptis* (Burks 1940) y todas las especies del grupo *side*, son especies típicas del Neártico, cuyo desarrollo se presenta en hospederos que viven en plantas propias de regiones templadas; es poco probable que ellas pudieran estar pre-

sentes en las Antillas, donde se presenta vegetación tropical; pocas especies que no habían sido descritas y que pertenecen al grupo *side* han sido encontradas en el trópico. Estos especímenes morfológicamente se parecen a *C. torvina* y a *C. side* y probablemente fueron erróneamente identificados.

Peck (1963) y Noyes (2002) reportan a *Conura nigricornis* (Fabricius, 1798) en la Guyana Francesa, lo que es muy probable, dado que Fabricius realizó las descripciones de las especies a partir de especímenes colectados principalmente en las Guayanas; pero la especie tipo de *Chalcis nigricornis* viene de Norteamérica y la especie nunca ha sido colectada en el Neotrópico.

Biología y distribución

Los Chalcididae son parasitoideos primarios o hiperparasitoideos, en su mayoría de Lepidoptera (principalmente de pupas jóvenes) y de Diptera (principalmente de larvas maduras), aunque algunos parasitan otros Hymenoptera o Coleoptera, muy poco se conoce de la amplia variedad de insectos que utilizan como hospederos.

La modificación de las patas posteriores, al menos en la hembra, aparentemente tiene varias funciones. Una de ellas, la manera de manipular al hospedero durante el proceso de oviposición. En algunas especies, la hembra lo sujeta entre el fémur dentado y la tibia curva, mientras que en otras especies la hembra toma una postura recta, se sostiene en las patas posteriores y deja libres tanto las patas medias como las anteriores. También se conoce que la hembra utiliza las patas posteriores en la defensa de espalda-espalda y en la hembra de *Lasiochalcidia pubescens* (Klug) usa sus patas posteriores para agarrar las mandíbulas de la larva de la hormiga-león (Neuroptera: Myrmeleontidae), mientras que pone los huevos en la membrana ubicada entre la cabeza y el tórax (Gibson 1993).

La identificación del(os) hospedero(s) es por supuesto fundamental y es el punto de partida para el entendimiento de la biología de los parasitoideos. El hábitat también es importante pero este se encuentra relacionado con el hospedero. Desafortunadamente, no se tiene mucha información. Se conocen los hospederos para varias especies grupos de los géneros *Brachymeria* y *Conura*, que son considerados importantes, pero dentro de los datos compilados no hay información para 282 especies (=72%) de las 400 descritas en el Neotrópico. Sin embargo, la información disponible algunas veces es incorrecta.

Es interesante saber cuántos Chalcididae son especialistas de ciertos grupos de hospederos. Un alto grado de especialización podría prevenir entre ellos la competencia por los mismos hospederos, permitiría la explotación de varios

nichos y podría contribuir a la fragmentación de las poblaciones: los especialistas tienen una distribución que se encuentra determinada por la de sus propios hospederos. Recíprocamente, nosotros esperaríamos que los generalistas fueran relativamente comunes y de distribución amplia. Esto aparentemente es confirmado por los datos mencionados con anterioridad, en los que muchas especies comunes de *Brachymeria* y *Conura* tienen numerosos hospederos y están presentes en muchos países y varias regiones.

Los calcídidos son de amplia distribución, pero más diversos en áreas tropicales de tierras bajas. La familia a escala mundial comprende alrededor de 86 géneros y 1.743 especies.

Teniendo en cuenta los datos de Noyes (2002), alrededor de 400 especies están presentes en el Neotrópico. Arias y Delvare (2003) reportan 52 especies de Brachymeriini [todas las especies de *Brachymeria* y *Caenobrachymeria polybiaeraptor* (Steffan 1974)], 279 Chalcidini, 14 Phasgonophorini, 1 Cratocentrini, 13 Dirhininae y 41 Haltichellinae.

Biogeografía

La biodiversidad actual de la familia, tanto a escala supraespecífica como a nivel específico, sugiere que Chalcididae es de origen gondwánico. Así, el primer evento que influyó en la historia del grupo fue la fragmentación de este continente, seguido del aislamiento completo de Sudamérica desde el Cretáceo superior hasta la formación del Istmo de Panamá en el Cuaternario tardío, hace aproximadamente 2 millones de años; este último evento permitió que se diera en ambos sentidos la invasión y colonización de animales terrestres. Según la filogenia de la familia como actualmente se entiende (Wijesekara 1997a; Delvare 1992) y la historia de los continentes, es posible proponer un escenario para la biogeografía de los géneros presentes en el Neotrópico; pero para ello es necesario precisar algunos puntos.

Parece que el aislamiento antiguo y prolongado de Sudamérica es el responsable de la emergencia de varios géneros o formas distribuidas dentro de casi todos clados de Chalcididae: *Parastypiura* y *Stypiura* en Phasgonophorini, *Caenobrachymeria* y algunos grupos de especie de *Brachymeria* en Brachymeriini, *Conura* y géneros estrechamente relacionados con Chalcidini, *Hontalia* en Dirhininae, *Zavoya*, el complejo neotropical *Haltichella*+*Aspirrhina*+*Ecuada*, algunos grupos de especies de *Notaspidium* en Haltichellinae. Pocos taxones vinieron del Viejo Mundo, probablemente después de la reciente unión con Norteamérica: *Trigonura*, algunas especies de *Brachymeria*, *Dirhinus* y *Psilochalcis*. Es probable que el 90% o más de la fauna de Chalcididae del Neotrópico sea original.

Importancia económica

Aunque un número de especies ha sido observado en insectos considerados plaga, varios registros muestran que su control es muy limitado, el nivel de parasitismo generalmente se encuentra entre el 5 y el 20%. Algunas especies hiperparasitoideas pueden interferir en el control biológico matando el hospedero primario como son los Tachinidae, Braconidae e Ichneumonidae. Por ejemplo *Conura biannulata* y *C. immaculata* atacan las pupas del género *Casinarina* (Ichneumonidae) y pueden limitar la eficacia posterior de las plantaciones de palma y otros agroecosistemas tropicales. *C. immaculata* también ha sido observada en *Apechthis zapotecus* (Ichneumonidae: Pimplinae), en *Leptophobia aripa* (Lepidoptera: Pieridae) y en cultivos de crucíferas. *C.*

petioliventris y *C. pseudofulvovariegata* son hiperparasitoideos facultativos de *Diadegma insulare* (Ichneumonidae) (Cordero y Cave 1992). Sin embargo, algunas especies controlan de manera efectiva los insectos plaga, en especial Lepidoptera. Al menos 15 especies de *Conura* han sido reportadas como insectos perjudiciales en plantaciones de palma de aceite en Colombia y Ecuador (Delvare 1993) y varias de esas especies también se encuentran en Costa Rica (Mexzón y Chinchilla 1991). Por ejemplo *C. maculata* ataca *Opsiphanes cassina* (Lepidoptera: Nymphalidae) y *C. magdalenensis* y *C. minuta* atacan *Tiquadra circumdata* (Lepidoptera: Tineidae). Debido a que ciertas hierbas malas crecen en las plantaciones de la palma de aceite, estas son atractivas para las especies de *Conura*. Esto posiblemente puede contribuir a incrementar el control biológico de estas plantaciones (Delvare y Genty 1992).

Clave para las subfamilias neotropicales de Chalcididae

Adaptada de Bouček 1992

1 Ápice de la tibia posterior perpendicularmente truncado o ligeramente ondulado (Figura 65.9), generalmente sostiene dos espolones apicales; parte inferior del fémur posterior con un peine corto o largo de dientes densos y pequeños (Figura 65.17) **Haltichellinae**

- Ápice de la tibia posterior finaliza en una espina ancha subtriangular o en una espina larga y corpulenta (Figura 65.2), en algunos casos como en *Brachymeria* el ápice es romo; la espina se proyecta más allá del punto de inserción del tarso; un solo espolón presente o éste puede ser rudimentario; fémur posterior con un peine largo de dientes pequeños o con dientes pequeños y espaciados o con dientes grandes 2

2(1) Cabeza con la frente proyectada en dos cuernos fuertes y bien delimitados (Figura 65.3); ala anterior con vena marginal rara vez larga, vena postmarginal y vena estigmal rudimentarias; peciolo estriado (Figura 65.4); parte inferior del fémur posterior arqueada y con dientes pequeños (Figura 65.2) **Dirhininae (*Dirhinus*)**

- Cabeza sin cuernos; frente con abultamientos no tan marcados o sostiene a las escrobas o a la saliente adorbital; gáster sésil; parte inferior del fémur posterior no está arqueada ... 3

3(2) Antena insertada en la parte final de la cara inferior; base del clipeo con una proyección que sobresale sobre la boca (Figura 65.5); vena marginal extremadamente larga, vena postmarginal ausente y vena estigmal rudimentaria (Figura 65.6); peciolo delgado y con estrías largas, cuerpo del gáster abultado ventralmente (introducida; no original del Nuevo Mundo) **Epitraninae (*Epitranus*)**

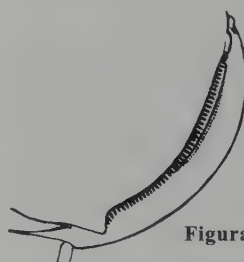


Figura 65.2

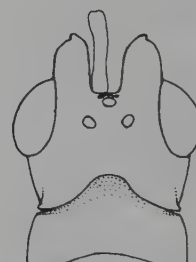


Figura 65.3



Figura 65.4

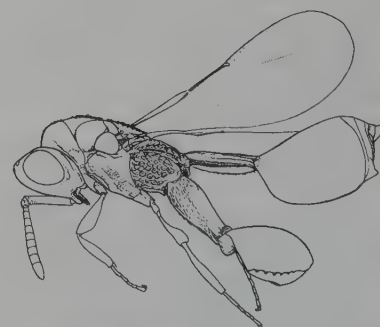


Figura 65.5



Figura 65.6

Figuras 65.2-65.6: 65.2 Tibia posterior, *Dirhinus (Hontalia) caeruleus* (Cameron), ♀; 65.3-65.4 *Dirhinus texanus* (Ashmead), ♀; 65.3 Cabeza y pronoto; 65.4 Gáster y peciolo; 65.5 Cuerpo vista lateral, *Epitranus evanioides* (Westwood), ♀; 65.6 Venación ala anterior, *Epitranus clavatus* (F.), ♀.

- Antena insertada mucho más arriba de la parte final de la cara inferior; base del clipeo sin proyección que sobresalga

sobre la boca; vena marginal relativamente corta, vena postmarginal siempre desarrollada **Chalcidinae**

Clave para las tribus neotropicales de la subfamilia Haltichellinae

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Tibia posterior con un espolón apical evidente (Figura 65.9), tibia posterior corpulenta, fémur posterior relativamente delgado (Figura 65.8); vena marginal del ala anterior espectral, no tubular, delgada y decolorada, la longitud de la vena marginal es la mitad de la celda costal; vena postmarginal ausente; cavidad de las escrobas profundas, anchas y delimitadas por un saliente (Figura 65.7); ojos con pilosidades espaciadas y largas. Escutelo proyectado en un largo cuerno horizontal (Figura 65.10); gáster sésil, con tergo basal ancho y en vista dorsal plano y con estrías, tergo basal seguido por 4 tergos cortos; cuerpo negro

..... **Zavoyini (*Zavoya*)**

- Tibia posterior con dos espolones apicales (Figuras 65.12-65.17); fémur posterior no tan delgado; vena marginal del ala anterior mucho más corta que la mitad de la celda costal, removida del margen anterior, pero si alcanza la margen, entonces la vena postmarginal está presente o indicada al menos por un bulbo (Figuras 65.13, 65.25, 65.27, 65.32); ojos con o sin pilosidades cortas. Escutelo sin cuerno y si lo tiene es de forma diferente 2

- 2(1) Vena marginal ubicada muy al margen del ala anterior; vena postmarginal presente, algunas veces muy corta, a manera de bulbo (Figura 65.13); tórax opaco con los espacios entre los grabados generalmente estrechos y siempre reticulados **Haltichellini**

- Vena marginal corta y distintivamente removida del margen del ala anterior (Figuras 65.25, 65.27, 65.32); vena postmarginal ausente; dorso torácico usualmente brillante, generalmente los espacios entre los grabados anchos y brillantes, rara vez dorso del mesosoma con grabados densos y opacos **Hybothoracini**



Figura 65.7

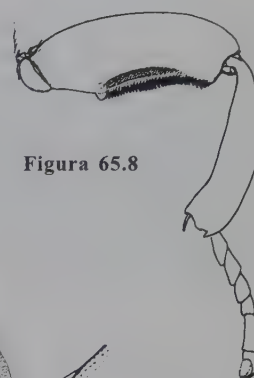


Figura 65.8

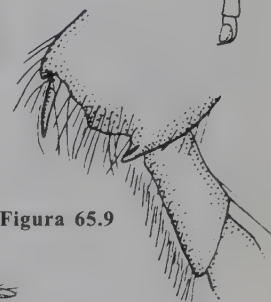


Figura 65.9

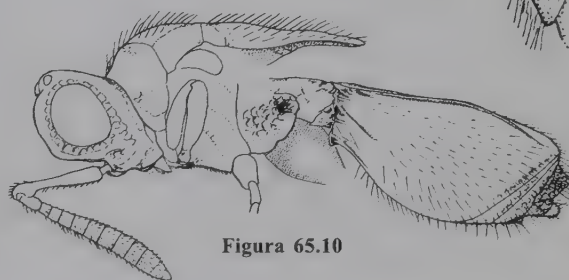


Figura 65.10

Figuras 65.7-65.10: 65.7-65.8 *Zavoya cooperi* Bouček, ♀: 65.7 Cuerpo vista dorsal; 65.8 Pata posterior; 65.9-65.10 *Zavoya parvula* Bouček, ♀: 65.9 Tibia posterior vista lateral; 65.10 Cuerpo vista lateral.

Clave para los géneros neotropicales de la tribu Haltichellini

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Ápice del escutelo con una proyección horizontal media o al menos con un tubérculo medio (Figuras 65.16 y 65.18); lado externo de la tibia posterior generalmente con saliente adicional desafilado, visiblemente liso si la tibia posterior está en contacto con el fémur posterior (Figura 65.12) ... 2
- Ápice del escutelo redondo, subtruncado o bilobulado, sin proyección media estrecha; tibia posterior con o sin saliente externo adicional 3

- 2(1) Escutelo en su parte posterior con un tubérculo corto (Figura 65.18); base del gáster convexa, redonda y sin saliente; tergo I no alcanza la tercera parte de la longitud del gáster; fémur posterior con un largo diente triangular en la base del peine (Figura 65.17) (Neártico) ... **Belaspidia**
- Escutelo bastante largo y con un diente o espina (Figuras 65.14, 65.16); base del gáster con crestas fuertes y transversales seguidas por un saliente longitudinal (Figura

65.14); tergo I ocupa la mitad del gáster o más (Figura 65.5); fémur posterior sin diente triangular (Figura 65.17)

Aspirrhina

3(1) Base del gáster con crestas o salientes transversas y con algunos salientes longitudinales (Figura 65.4) 4

- Base del gáster regularmente convexa, sin fuertes crestas transversales 5

4(3) Cabeza sin saliente preorbital o si está presente es muy débil y no se eleva hasta el ocelo; parte dorsal del pronoto redonda; tergos 1 y 2 fusionados; parte posterior del escutelo subtruncada, redonda o con dos lóbulos cortos

Haltichella

- Saliente preorbital fuerte, en su parte dorsal finaliza en un diente triangular corto enfrente del ocelo lateral (Figura 65.35); pronoto con saliente anterior que se extiende al

área mesal y allí forma dos tubérculos a manera de dientes; escutelo con dos dientes agudos; fémur posterior delgado; tergo 6 con sedas gruesas, largas y negras, en la hembra se exhiben en la parte dorsal y en el macho forman una espina acuminada

Ecuada

5(3) Cabeza con cavidad escrobal ancha, delimitada lateralmente por fuertes salientes preorbitales, las cuales se unen dorsalmente entre los ocelos en forma de herradura (Figura 65.34); pronoto con saliente lateral que asciende al lado dorsal y allí finaliza en dos tubérculos cerca de la línea media; tibia posterior sin saliente externo adicional (del Viejo Mundo, introducida en América

Anthrocephalus

- Cavidad escrobal pequeña, bastante superficial y no alcanza el ocelo medio; carina preorbital débil o ausente; parte dorsal del pronoto redonda; tibia posterior con o sin saliente externo adicional

Hockeria

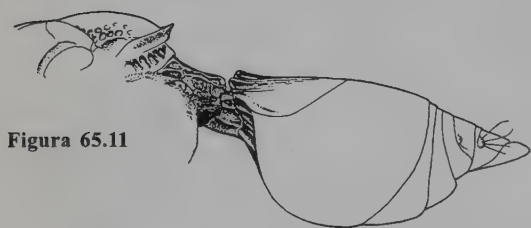


Figura 65.11

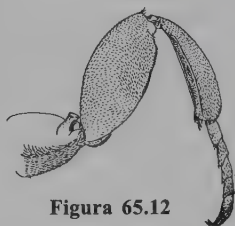


Figura 65.12

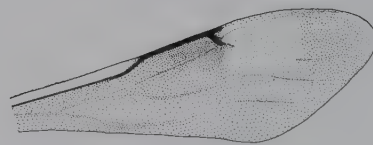


Figura 65.13



Figura 65.14

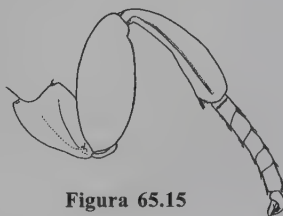


Figura 65.15

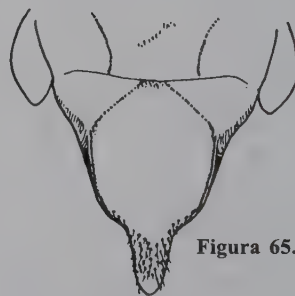


Figura 65.16

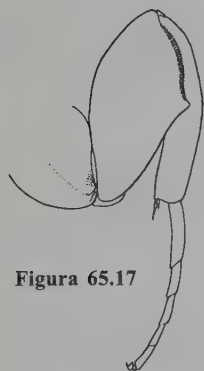


Figura 65.17

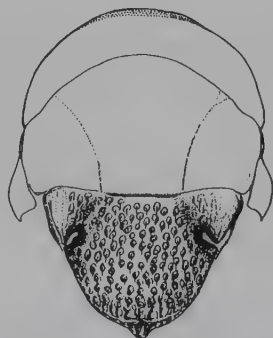


Figura 65.18

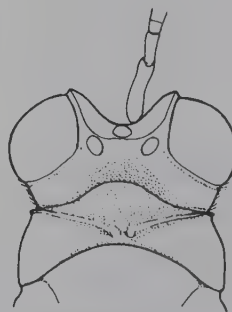


Figura 65.19

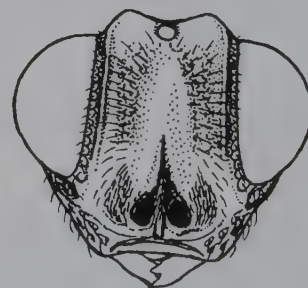


Figura 65.20

Figuras 65.11-65.20: 65.11-65.13 *Haltichella ornaticornis* (Cameron), ♀: 65.11 Cuerpo vista lateral; 65.12 Pata posterior; 65.13 Venación ala anterior; 65.14-65.15 *Aspirrhina spinosa* Halstead, ♀: 65.14 Cuerpo vista lateral; 65.15 Pata posterior; 65.16 Escutelo vista dorsal, *Aspirrhina remotor* (Walker), ♀; 65.17-65.18 *Belaspidia longicauda* Halstead, ♀: 65.17 Pata posterior; 65.18 Escutelo vista dorsal; 65.19 Cabeza y pronoto vista dorsal, *Anthrocephalus mitys* (Walker), ♀; 65.20 Cabeza vista frontal, *Ecuada producta* Bouček, ♀.

Clave para los géneros neotropicales de la tribu Hybothoracini

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

1 Tergo I en la parte dorsal aplanado y con algunos salientes longitudinales (Figuras 65.22, 65.26), parte anterior del tergo I con un saliente transversal y con cuernos angulosos; parte posterior del escutelo generalmente

proyectada (rara vez no), en una espina angulosa o en un cuerno fuerte; coloración del cuerpo metálica, usualmente colores vívidos; diente triangular del fémur posterior al inicio del peine y ubicado cerca de la mitad del fémur y al

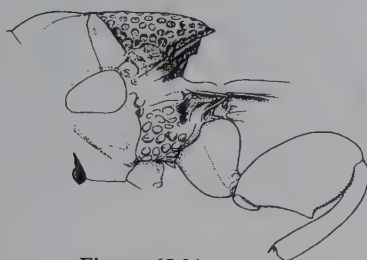


Figura 65.21

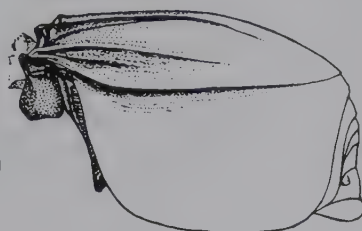


Figura 65.22

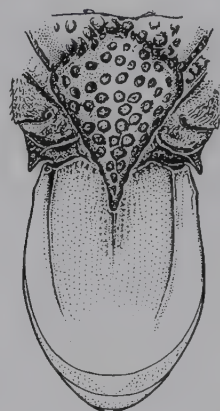


Figura 65.23



Figura 65.26

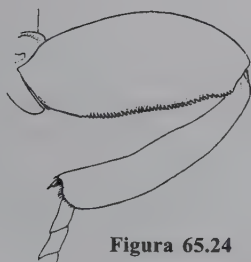


Figura 65.24



Figura 65.25

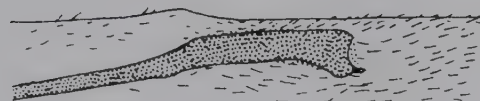


Figura 65.27

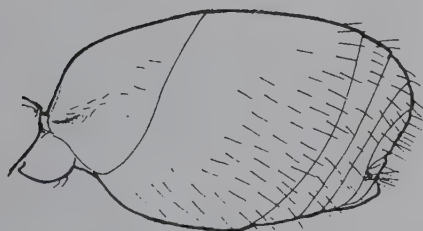


Figura 65.29

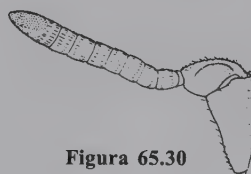


Figura 65.30

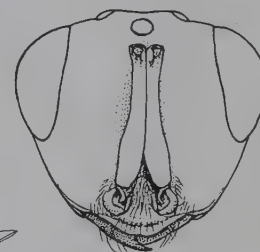


Figura 65.28



Figura 65.31



Figura 65.32



Figura 65.33

Figuras 65.21-65.33: 65.21 Ápice del mesosoma y pata posterior *Notaspidium formiciforme* (Walker), ♂; 65.22-65.23 *Notaspidium giganteum* Halstead, ♀; 65.24 Gáster vista lateral; 65.25 Mesosoma y gáster vista dorsal; 65.26-65.27 *Halsteadium petiolatum* Bouček, ♀; 65.28 Pata posterior; 65.29 Venación ala anterior; 65.30 Mesosoma y gáster vista dorsal; 65.31-65.32 *Psilochalcis* («*Peltochalcidia*») sp. ♀; 65.33 Venación ala anterior, 65.34 Cabeza vista frontal; 65.35-65.36 *Psilochalcis hespenheidei* (Bouček): 65.35 Gáster vista lateral, ♀; 65.36 Antena, ♂; 65.37-65.38 *Schwarzella arizonensis* Ashmead, ♂; 65.39 Gáster vista dorsal; 65.40 Venación ala anterior; 65.41 Antena.

- lado externo de la tibia, cuando la tibia esta en contacto con el fémur 2
- Tergo I convexo, sin elevaciones, salientes o cuernos evidentes en la parte anterior; parte posterior del escutelo redonda y baja; coloración del cuerpo negra, rara vez con débiles tintes submetálicos; fémur posterior con un diente en la base del peine de dentículos y, si la tibia está en contacto con el fémur, el diente es evidente en la parte media de la tibia 3
- 2(1) Gáster con peciolo transverso, dorsalmente sostiene cuatro surcos cortos (Figura 65.26); parte anterior del tergo I truncada, dorsalmente se entrelaza con el peciolo; fémur posterior con o sin una elevación distinguible en la base del peine de dentículos (Figura 65.24) **Halsteadium**
- Gáster sésil, parte anterior con bordes anchos que se

entrelazan fuertemente con el propodeo (Figura 65.23); fémur posterior generalmente con un diente ventral ancho que marca el inicio del peine (Figura 65.21) ... **Notaspidium**

- 3(1) Mandíbula izquierda bidentada, mandíbula derecha tridentada, ambas mandíbulas de tamaño normal; margen posterior del tergo I arqueada (Figura 65.29); clipeo en el macho sin proyecciones, en la hembra margen superior algunas veces con proyecciones (Figura 65.28); macho con tercer segmento de la antena aneliforme (Figura 65.30); longitud del cuerpo generalmente 3 mm **Psilochalcis**
- Ambas mandíbulas muy pequeñas y presentan 3 dientes; margen posterior del tergo I casi recta (Figura 65.31); macho con antena con segmentos basales alargados, fuertemente deformados (Figura 65.33); longitud del cuerpo por arriba de 3.0 mm (Neártico) **Schwarzella**

Clave para las tribus neotropicales de la subfamilia Chalcidinae

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Vena postmarginal estrecha pero mucho más larga que la vena marginal (Figura 65.34); cuerpo largo, hembra con más de 24 mm de longitud, con gáster sésil y con una larga cola formada por vainas comprimidas (Figura 65.34); tergo 1 muy largo pero los tergos 2 al 4 muy cortos, generalmente ocultos; en el macho tergos normales, pero el tergo 1 con grabados ásperos y densos; en ambos sexos propodeo vertical en la parte media, pero a los lados exhibe proyecciones triangulares **Cratocentrini (Acanthochalcis)**
- Cualquiera de las siguientes opciones: vena postmarginal más corta que la vena marginal o gáster con un peciolo bien distintivo o propodeo sin proyecciones triangulares a los lados 2
- 2(1) Vena postmarginal tan larga como la vena estigmal (Figura 65.35); espacio malar con grabados ásperos pero sin surco o saliente malar (Figura 65.37); margen posterior del pronoto claramente cóncava; cara inferior evidentemente convexa con la margen oral curva cuando se observa en vista ventral **Phasgonophorini**
- Vena postmarginal distintivamente más larga que vena estigmal o si es ligeramente más larga, entonces el espacio malar con un distintivo surco o saliente malar; margen posterior del pronoto no o ligeramente cóncavo; cara inferior plana o ligeramente convexa, la margen oral recta cuando se observa en vista ventral 3
- 3(2) Gáster sésil, peciolo en vista dorsal apenas visible (Figura 65.42); coxa posterior a lo mucho 1.3 veces más larga que la longitud diagonal de la metapleura; area dorso-lateral de la coxa posterior bien delimitada, generalmente

- lisa, plana y desnuda; espiráculos propodeales en posición diagonal o casi horizontales (Figura 65.41), rara vez en posición subvertical; cabeza y mesosoma generalmente de color negro, la parte dorsal rara vez de coloración roja o menos frecuente con manchas ocreas pálidas; espacio malar generalmente con grabados ásperos o con numerosos salientes malares **Brachymeriini**
- Gáster generalmente con un distintivo peciolo (Figura 65.45) o si éste es sésil, entonces los espiráculos propodeales en posición subvertical; coxa posterior mucho más larga que la metapleura, área dorsolateral convexa y con pilosidades; patrones de coloración del cuerpo amarillo pálido o si el tórax es completamente negro, entonces el peciolo es conspicuo; surco malar generalmente marcado, algunas veces muy fino o si no está bien marcado entonces toda la cara inferior con grabados densos y finos **Chalcidini**



Figura 65.34 Cuerpo vista lateral, *Acanthochalcis nigricans* Cameron, ♀.

Clave para los géneros neotropicales de la tribu Phasgonophorini

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Antena insertada al nivel de la margen inferior de los ojos; parte dorsal del tórax plana, con los interespacios con grabados transversos, a manera de escofina; apice del escutelo con saliente frenal no proyectado; tergo I mucho más ancho que el tergo II; en la hembra último tergo y vainas del ovipositor rectas, ovipositor oculto (Figura 65.38) 2
- Antena insertada marcadamente por arriba de la margen inferior de los ojos (Figura 65.37); parte dorsal del tórax sin grabados a manera de escofina, aunque algunas arrugas transversas pueden estar presentes; ápice del escutelo con una saliente frenal que se proyecta en uno o dos lóbulos; tergo I con margen posterior emarginada y tan largo como el tergo 2; vainas del ovipositor ligeramente curvadas hacia abajo (Figura 65.39); ápice del ovipositor se curva abruptamente y se dirige hacia abajo 3
- 2(1) Tergo I normalmente convexo, parte dorsal brillante, con finos grabados, rara vez el tergo I opaco con grabados sub-
- estriados, rugosos y densos *Trigonura*
- Tergo I en la parte anterior con crestas transversas, agudas y fuertes seguidas por un saliente longitudinal (Figura 65.38), rara vez las crestas transversas son desafiladas o el borde seguido por un saliente longitudinal corto *Phasgonophora*
- 3(1) Tórax relativamente corto, usualmente 1.5 veces más largo que ancho; parte dorsal del pronoto tres veces más ancha que la longitud sublateral, con grabados ásperos y muy densos; propodeo con un tubérculo piloso o diente en la parte latero-anterior del espiráculo *Stypiura*
- Tórax estrecho, al menos dos veces más largo que ancho; parte sublateral del pronoto abultada y con interespacios anchos (Figura 65.36) y brillantes, esta parte del pronoto tiene menos de 1/3 de la longitud total (Figura 65.36); propodeo sin diente piloso detrás del orificio en el que se inserta el ala posterior *Parastypiura*

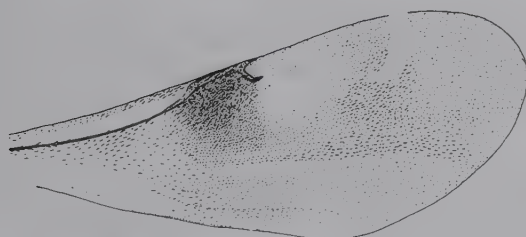


Figura 65.35

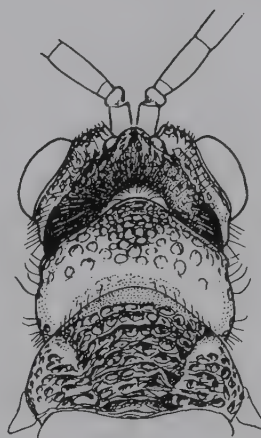


Figura 65.36

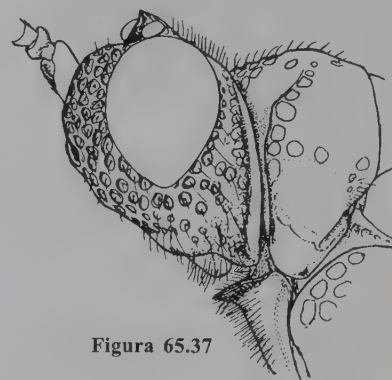


Figura 65.37

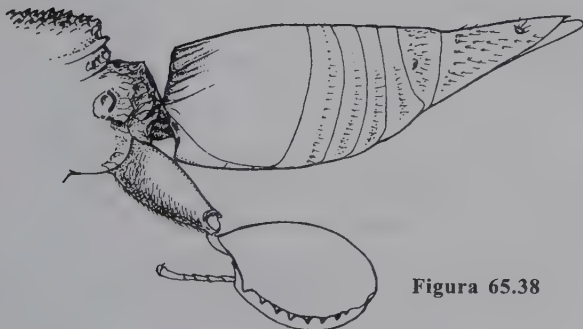


Figura 65.38

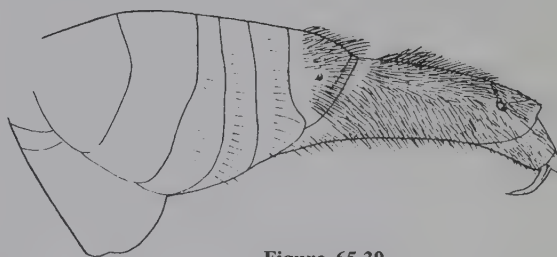


Figura 65.39

Figuras 65.35-65.39: 65.35 Venación alar anterior, *Parastypiura* sp. nr. *maculata* Steffan; 65.36-65.37 *Parastypiura steffani* Bouček, ♀; 65.36 Cabeza y pronoto vista dorsal; 65.37 Cabeza vista lateral; 65.38 Gáster vista lateral. *Phasgonophora sulcata* Westwood, ♀; 65.39 Gáster vista lateral, *Stypiura serripes* (F.), ♀.

Clave para los géneros neotropicales de la tribu Brachymeriini

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Cabeza y tórax con pubescencias extremadamente finas, densas y cortas, superficie sin ningún tipo de grabado áspero, microscópicamente granuloso; metapleura apenas convexa, parte dorsal delimitada por un surco distintivo el cual está removido del margen del hoyuelo del ala posterior cuando mucho la longitud del espiráculo propodeal (Figura 65.42) *Caenobrachymeria*
- Cabeza y tórax con grabados ásperos y pelíferos (Figura 65.40), pubescencias no densas; metapleura con la región muy cerca del hoyuelo en el que se inserta el ala posterior, obscurecida por grabados ásperos *Brachymeria*

Figura 65.40

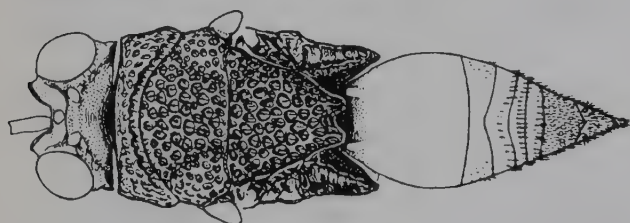


Figura 65.41

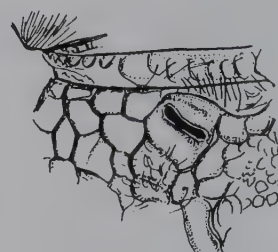


Figura 65.42

Figuras 65.40-65.42: 65.40 Cuerpo vista dorsal *Brachymeria vesparum* Bouček, ♀; 65.41 Espiráculo vista lateral, *Brachymeria annulata* (F.); 65.42 Cuerpo vista lateral *Caenobrachymeria polybiaeraptor* (Steffan), ♀.

Clave para los géneros neotropicales de la tribu Chalcidini

Adaptada de Bouček 1992 y Delvare 1995

- 1 Cabeza, tórax y patas con pubescencias extremadamente densas y muy cortas, pero sin grabados conspicuos; pata posterior rara vez larga y delgada incluyendo el fémur cuyo contorno dorsal es ligeramente cóncavo (Figura 65.59); escutelo plano y sin línea frenal; vena marginal dos veces más larga que la vena estigmal (Figura 65.52) *Pilismicra*
- Cuerpo sin pubescencias densas y pilosidades del tórax erectas y evidentes; tórax usualmente con grabados ásperos; si la pata posterior es muy larga, entonces la parte dorsal del fémur posterior es convexa y no muy estrecha (Figura 65.44); ápice del escutelo con área frenal estrecha, generalmente marcada por un saliente distintivo; vena marginal y vena estigmal diferentes de la opción alterna 2
- 2(1) Prepecto triangular y conspicuo (Figura 65.55), margen dorsal del prepecto por lo menos tan larga como el área subalar; parte posterior del notaulo indistinta o completamente borrada (Figura 65.54); parte media del dorso del pronoto mucho más larga que la tégula (Figura 65.55);

cuerpo muy largo; collar pronotal y mesoescuto no están en el mismo plano, contorno dorsal de ambos escleritos anguloso; propodeo sin apófisis parapetiolares agudas (Figura 65.54) *Stenosmicra*

- Prepecto estrecho y alargado pero más corto que el área subalar (Figura 65.43-65.44); notaulos completos pero la parte posterior algunas veces obscurecidos por estrías oblicuas, rara vez ausentes 3
- 3(2) Espolón apical de la tibia media ausente o más corto que el ancho del ápice de la tibia media; parte externa de la coxa media con pubescencias muy densas; hembra con el hipopigio muy estrecho o se proyecta en ángulo agudo y como mucho alcanza o excede el ápice del gáster; macho con el último tergo cóncavo y ápice más o menos emarginado *Chalcis*
- Espolón apical de la tibia media bien desarrollado, más largo que el ancho del ápice de la tibia media; parte externa de la coxa media desnuda o solamente con pocas cerdas (Figura 65.47.); hembra con el hipopigio diferente; macho con el

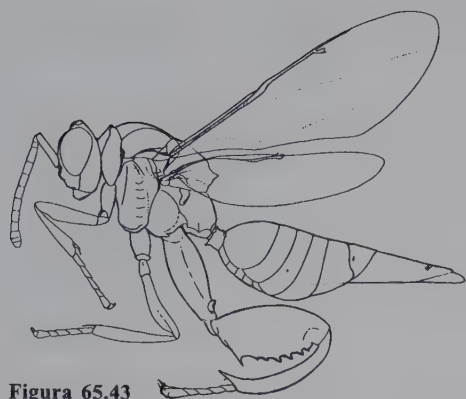


Figura 65.43



Figura 65.44



Figura 65.45

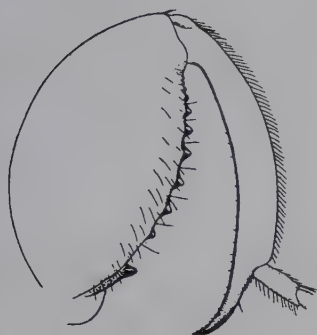


Figura 65.46



Figura 65.47



Figura 65.48

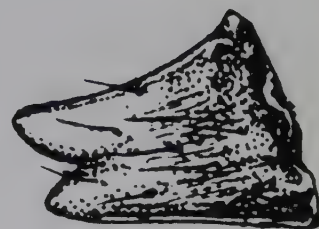


Figura 65.49

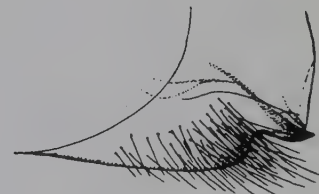


Figura 65.51



Figura 65.54



Figura 65.50



Figura 65.52



Figura 65.53



Figura 65.55

Figuras 65.43-65.55: 65.43 Cuerpo vista lateral *Conura acuta* (F.), ♀; 65.44 Cuerpo vista lateral, *Conura cressoni* (Howard), ♀; 65.45 Propodeo y peciolo, *Conura alutacea* Delvare; 65.46 Pata posterior, *Melanosmicra flacollis* (Cameron); 65.47-65.51 *Melanosmicra immaculata* Ashmead, ♀: 65.47 Coxa media vista lateral; 65.48 Ápice de la tibia posterior; 65.49 Mandíbula izquierda; 65.50 Metasoma vista lateral; 65.51 Hipopigio piloso; 65.52-65.53 *Pilismicra longipes* Bouček, ♀: 65.52 Venación del ala anterior; 65.53 Pata posterior vista lateral; 65.54 Cabeza y mesosoma vista dorsal *Stenosmicra tenuis* Bouček, ♂; 65.55 Cuerpo vista lateral, *Stenosmicra exilis* Bouček y Delvare, ♀.

último tergo convexo, su ápice no se proyecta 4

4(3) Hembra con gáster corto y el hipopigio se proyecta en ángulo (Figuras 65.50-65.51), éste en su parte ventral tiene pilosidades apicales distintivas en cualquiera de los lados de la línea media; hembra con la base del fémur posterior con un diente espinoso, recto, largo y curvo en el ápice (Figura 65.46) *Melanosmicra*

- En ambos sexos hipopigio no se proyecta de manera distintiva, generalmente finaliza muy lejos del ápice del gáster y carece de pilosidades densas, gáster corto o largo; fémur posterior con o sin diente basal interno 5

5(4) Cada mandíbula finaliza en un solo diente; parte inferior del clípeo proyectada más allá del nivel de la esquina superior de la boca *Corumbichalcis*

- Mandíbulas relativamente anchas y más cortas, ápice con 2 ó

3 dientes; clípeo a lo sumo excede ligeramente el nivel de la esquina superior de la boca 6

6(5) Macho, a lo sumo con 5 mm de longitud; peciolo al menos 3 veces más largo que ancho, de coloración blancuzca o amarilla; parte dorsal del pronoto redonda, a lo sumo con un saliente lateral débil; ápice del escutelo redondo o subangulado, sin saliente agudo (Figura 65.50); mandíbulas simples, con el borde inferior recto (Figura 65.49); diente superior más largo que el inferior, mandíbula derecha con 3 dientes; fémur posterior con al menos 10 dientes pequeños, el diente basal con frecuencia no largo; espina apical de la tibia posterior larga y curva (Figura 65.48) ... *Melanosmicra*

- En ambos sexos, gran variedad de formas, pero nunca con la combinación de los caracteres de arriba; borde ventral de las mandíbulas generalmente ancho; tibia posterior diferente y generalmente espina apical muy corta *Conura*

Subfamilia Haltichellinae

Diagnosis

Ápice de la tibia posterior romo, generalmente con dos espolones apicales (Figuras 65.9); parte inferior del fémur posterior con denticulos cortos (Figuras 65.8-65.17) o largos (Figura 65.15) (Bouček 1992); axillulae surgen en los lados del escutelo, formando placas allí; área de articulación del peciolo transversa cubierta por una lámina ventral.

Haltichellinae comprende cuatro tribus: Haltichellini, Hybothoracini, Tropimeridini (un sólo género Paleotropical) y Zavoyini (Delvare 1995). A escala mundial Haltichellinae contiene 54 géneros y 852 especies, en el Neotrópico han sido reportados 9 géneros y 41 especies. Se conocen los hospederos para una cuarta parte de las especies de Haltichellinae; los datos disponibles sugieren que ellos compartan el mismo nicho sobre todo con muchas especies de *Conura*, especialmente aquellas clasificadas por Delvare (1992) dentro del subgénero *Ceratasmicra*: polillas pequeñas y sus parasitoides primarios facultativos Braconidae o Ichneumonidae.

Tribu Zavoyini

Tibia posterior con un espolón en su ápice (Figura 65.9); tibia posterior corpulenta, fémur posterior delgado (Figura

65.8); vena marginal del ala anterior espectral, no tubular, delgada y situada al margen anterior, es casi la mitad de la longitud de la celda costal; vena postmarginal ausente (Bouček 1992).

Tribu Haltichellini

Vena marginal del ala anterior ubicada al margen del ala (Figura 65.13), vena postmarginal siempre desarrollada, aunque algunas veces muy corta (Bouček 1992).

La tribu se divide en 30 géneros a escala mundial, 6 de ellos en el Neotrópico: *Belaspidia* (California, Mediterráneo y Asia Central), *Hockeria*, *Antrocephalus* (género del Viejo Mundo), *Haltichella*, *Aspirrhina* y *Ecuada* (Bouček 1992).

Tribu Hybothoracini

Vena marginal corta y distintivamente removida del margen del ala anterior, vena postmarginal ausente (Figuras 65.25-65.27, 65.32); flagelo de la antena sin pilosidades largas (Figuras 65.30-65.33) y grabados del tórax generalmente espaciados y brillantes (Bouček 1992).

Esta tribu posee a escala mundial 22 géneros y 168 especies, en el Neotrópico hay 4 géneros y 15 especies (Delvare 1995).

Subfamilia Dirhininae

Diagnosis

Cabeza con dos cuernos fuertes (Figura 65.3); gáster peciolado y corto (Figura 65.8); tibia posterior con una distintiva espina corpulenta que se proyecta más allá de la inserción del

tarso; fémur posterior con un peine de dientes pequeños suavemente arqueado (Figura 65.2) (Bouček 1992); vena marginal del ala anterior muy larga, vena estigmal corta y vena postmarginal ausente.

La subfamilia está representada en el Neotrópico por una sola tribu que contiene un solo género *Dirhinus* (Delvare 1995).

Subfamilia Epitraninae

Diagnosis

Antena se inserta en la parte final de la cara inferior (Figura

65.5); base del clipeo con una proyección sobre la boca (Bouček 1992). Una especie en un único género *Epitranus* el cual fue introducido al Neotrópico a través de productos almacenados.

Subfamilia Chalcidinae

Diagnosis

Vena marginal del ala anterior corta y vena postmarginal desarrollada; ápice de la tibia posterior finaliza en una espina ancha subtriangular o en una espina larga, corpulenta y se proyecta más allá del punto de inserción del tarso o algunas veces ápice romo (Figura 65.48), tibia posterior con un espolón rudimentario; fémur posterior con un peine largo de dientes pequeños y espaciados o dientes grandes (Figura 65.43); antena se inserta mucho más arriba de la parte final de la cara (Bouček 1992).

La subfamilia Chalcidinae comprende las siguientes tribus:

Tribu Cratocentrini

Vena postmarginal del ala anterior estrecha pero mucho más larga que la vena marginal (Figura 65.34); cuerpo en la hembra largo con más de 24 mm de longitud, gáster sésil y con una larga cola formada por vainas comprimidas (Figura 65.34); antena insertada cerca de la fosa oral; tergo I muy largo pero los tergos II al IV muy cortos, generalmente ocultos; en el macho tergos normales, pero el tergo I con grabados ásperos y densos; en ambos sexos parte media del propodeo corta, pero a los lados exhibe proyecciones triangulares (Bouček 1992); escrobas profundas presentes en la región lateral del pronoto y en la mesopleura.

Cratocentrini es considerada el clado basal de la familia; las hembras atacan escarabajos xylófagos y están morfológicamente adaptados a ovipositar en maderas duras.

Tribu Phasgonophorini

Vena postmarginal del ala anterior tan larga como la estigmal (Figura 65.35); espacio malar con grabados ásperos, surco malar ausente (Figura 65.37); cara inferior claramente convexa tanto que la margen oral es curva cuando se observa en vista ventral; margen posterior del pronoto completamente cóncava; tibia anterior con una espina apico-dorsal; tibia posterior sin espolón; dientes del fémur posterior de tamaño medio, bastante anchos y bien separados; primer tergo corto, o en muchas ocasiones se fusiona con el segundo o puede ser más largo que el segundo; el último tergo es prolongado (Bouček 1992).

Phasgonophorini cuenta con 9 géneros, 4 de ellos en el Nuevo Mundo: *Trigonura* (Norteamérica), *Phasgonophora* (Norteamérica), *Stypiura* (Neotrópico) y *Parastypiura* (Brasil).

Tribu Brachymeriini

Proyección interantenal como una lámina estrecha y pilosa; escrobas antenales lisas que contrasta con la frente que presentan esculturaciones puntuadas; escrobas siempre

con carenas laterales; hámulos basales a una distancia de los restantes; uñas de los tarsos posteriores con setas espatuladas y curvas; gáster sésil (Figura 65.42), peciolo en su parte dorsal poco visible (Figura 65.40); coxa posterior no más de 1.3 veces mas larga o apenas más larga que la longitud diagonal de la mesopleura; área dorsolateral de la coxa posterior plana y bien delimitada, generalmente desnuda y lisa; espiráculos propodeales en posición diagonal (Figura 65.41); espacio malar con numerosos salientes malares (Bouček 1992).

La mayoría parasitan pupas de Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera (Bouček 1992). La tribu Brachymeriini en el Neotrópico está representada por dos géneros de igual importancia: *Caenobrachymeria* y *Brachymeria*, con una y 51 especies descritas respectivamente (Arias y Delvare 2003).

Tribu Chalcidini

Gáster generalmente con un distintivo peciolo, cuerpo del peciolo separado del área de articulación por una lámina basal; espiráculos propodeales en posición subvertical

(Figura 65.45); propodeo generalmente con una carena media que se bifurca y forma la cóstula posterior; lado posterior de la coxa anterior con una línea de setas; lado interno del fémur posterior con una línea de setas fuertes que se encuentran a lo largo de la margen ventral; patrones de coloración del cuerpo pálidos (generalmente amarillos) o si el mesosoma es completamente negro entonces el peciolo es evidente; surco malar distintivo, aunque algunas veces es muy delgado o no está delimitado; vena postmarginal del ala anterior más larga que vena estigmal o si es ligeramente más larga entonces, espacio malar con un distintivo surco o saliente malar; metasoma muy movable (Figura 65.43); en la hembra último tergo varía de corto a muy largo (Bouček 1992).

Se reconocen 6 géneros en el Nuevo Mundo: *Chalcis* (cosmopolita, pero generalmente ausente en el Neotrópico); *Conura*, *Corumbichalcis* (Brasil), *Melanosmicra*, *Pilismicra* (Colombia y Guyana Francesa) y *Stenosmicra* (Bouček 1992).

Los Chalcidini exhiben la más alta biodiversidad de la familia con más del 70% de las especies, hasta donde se conoce del taxa. A escala mundial presenta 6 géneros y 345 especies, en el Neotrópico se reportan 6 géneros y 279 especies y se estima alrededor de 1.000 a 1.150 especies (Arias y Delvare 2003).

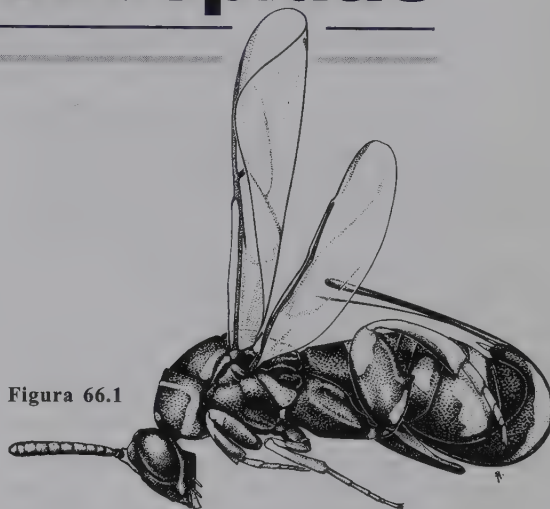
Familia Leucospidae

D. C. Arias-Penna

Diagnosis

Primer flagelómero de la antena grande; borde posterior de la gena redondeado; el ala anterior usualmente se dobla longitudinalmente; fémur posterior ensanchado y dentado; tibia posterior fuertemente curva (Figura 66.1). Cuerpo usualmente negro o marrón claro a extensamente amarillo o rojizo (algunas especies poseen una coloración ligeramente metálica); mesosoma y metasoma fuertemente esclerotizados y con grabados densos y evidentes; la antena se inserta al nivel o por arriba de la longitud media de la cabeza, con 11 flagelómeros (la sutura entre los dos flagelómeros apicales algunas veces no es distinguible), el primer flagelómero no presenta el anillo; pronoto con un collar que puede ser cuadrado a transverso subrectangular, con frecuencia el collar presenta una carena transversa y las márgenes laterales más o menos sinuadas parcialmente rodean y se extienden sobre los espiráculos hasta la base de la tégula, la cual es alargada; prepecto pequeño e inconspicuo a lo largo de la margen anterodorsal de la mesopleura; mesopleura con una depresión que se encuentra delimitada en la parte ventral por la depresión femoral; individuos totalmente alados; ala anterior normalmente se dobla longitudinalmente, venas submarginal y postmarginal muy largas pero con la vena marginal más corta que la vena estigmal;

Figura 66.1



tarso con cinco segmentos; metacoxa muy larga; metafémur largo y comprimido y en la parte ventral serrado o dentado al menos sobre la mitad apical; metatibia curva, parte apical trunca y con dos espolones, o puntiaguda y con un espolón; peciolo transverso; macho con los tergos metasomales más o menos fusionados en un caparazón exceptuando la parte anterior de los tergos I o II y el tergo apical; hembra con los tergos metasomales separados, el tergo II se encuentra en su mayoría o totalmente oculto bajo el tergo I (al menos visible solo como un pequeño disco en la parte lateral), en vista dorsal el tergo III metasomal es muy corto, y el tergo V (el que precede al tergo que sostiene el espiráculo) usualmente es el más largo y forma la parte más ancha del metasoma; la hembra puede tener uno o más tergos metasomales con un surco medio para la recepción de las vainas del ovipositor (excepto en *Polistomorpha*); ovipositor envainado, si es largo eventualmente se curva sobre el metasoma (Gibson 1993).

Filogenia

El grupo es monofilético, aún incluyendo a *Polistomorpha*, género cuyas hembras poseen caracteres plesiomórficos. Sin

embargo, su aceptación como familia propia, separada de los calcídidos, convierte a Chalcididae en un taxón parafilético. Wijesekara (1997a) revisó la distribución de muchas de las características en Chalcidoidea y discutió su utilidad para inferir la monofilia y el tipo de relación entre Leucos-

pidae y Chalcididae. Bouček (1974a) lista varias características que diferencian las dos familias. Aunque la polaridad y la distribución de los estados de caracteres en Chalcidoidea son inciertos, muchas de esas características, al menos tres, parecen ser autoapomorfias de los Leucospidae:

- Alas anteriores se doblan longitudinalmente cuando el individuo está en reposo.
- El metasoma del macho fusionado en un caparazón que cubre más del segundo tergo.
- Metasoma en la hembra posee una estructura modificada que posibilita que la base del ovipositor salga al exterior (dentro de un saco membranoso) entre los tergos I y II del gáster durante la oviposición (Bouček 1974a; Bischoff 1927).

La ausencia de prominencias a manera de dedos en la volsella de la genitalia del macho probablemente indica la monofilia de Leucospidae. Otras posibles sinapomorfias, tales como la ausencia del anelo diferenciado en la antena y las uñas pro y mesotarsales pectinadas, las poseen otros Chalcidoidea. El ovipositor gira hacia arriba y se dirige a la parte anterior del cuerpo es una sinapomorfia para todos los géneros de Leucospidae, excluyendo a *Polistomorpha* Westwood, aunque el ovipositor envainado solo se curva ligeramente y es muy corto en *Neleucospis*. Bouček (1974a) interpreta la estructura envainada de *Neleucospis* convergente con la de *Polistomorpha*.

Wijesekara (1997a) propuso cuatro sinapomorfias para Leucospidae:

- Puente hipostomal presente y la saliente hipostomal se extiende alrededor del foramen occipital.
- Notaulos ausentes.
- Prepecto reducido.
- Espiráculo mesotorácico expuesto.

Sin embargo, la estructura del prepecto probablemente representa un estado intermedio entre la estructura plesiomórfica postulada y el prepecto está más reducido en los Chalcididae como sugiere Wijesekara (1997a). Además el espiráculo mesotorácico expuesto es el plan general para los Chalcidoidea (Gibson 1986).

Los Leucospidae se consideran un grupo derivado de Chalcididae, algunas veces clasificados como una subfamilia de Chalcididae (Ashmead 1904; Girault 1915; Riek 1970). Wijesekara (1997a) postula cuatro sinapomorfias para sustentar el tipo de relación grupo hermano entre Chalcididae y Leucospidae:

- Prepecto reducido a un delgado esclerito que es difícil de ver.
- Espiráculo del propodeo alargado y orientado transversal u oblicuamente.
- Metacoxa ensanchada y con la superficie interna lisa.
- Metafémur ensanchado y con dientes.

Sin embargo como señala Wijesekara (1997a), el tamaño de la coxa y del fémur posterior está correlacionado y de igual manera el metafémur ensanchado y con dientes son características de muchos Torymidae (Grissell 1995), Pteromalidae y de pocos Eulophidae (Bouček 1988). Muchos Pteromalidae tienen el espiráculo propodeal en forma de riñón o en un ángulo oblicuo y elíptico (Bouček y Heydon 1997), al igual que en algunos Eurytomidae (DiGiulio 1997). La orientación del espiráculo propodeal puede ser simplesiomórfico en Leucospidae + Chalcididae, pero el espiráculo tanto de los calcídidos como el de los leucóspidos es alargado y delgado y puede considerarse una sinapomorfia. Comparativamente, un prepecto reducido podría ser una sinapomorfia, aunque algunos Eurytomidae también tienen el prepecto reducido a lo largo de la margen anterodorsal del mesepisterno (Burks 1971; Stange y Snelling 1986).

Se sugiere un tipo de relación cercana entre Eurytomidae, Leucospidae y Chalcididae, debido a que muchos Eurytomidae carecen de lustres metálicos; el cuerpo es fuertemente esclerotizado, la cabeza y el mesosoma presentan grabados ásperos y poseen el collar pronotal largo y cuadrado. Wijesekara (1997a) propone que Eurytomidae es el grupo hermano de Leucospidae + Chalcididae basado en dos características: tórulos ubicados al nivel o por arriba de la margen inferior de los ojos y el área mesepisternal comprendida entre la saliente epicnemial y la depresión femoral se orienta perpendicularmente al plano sagital del cuerpo. Sin embargo ninguna característica provee evidencia fuerte que soporte el tipo de relación de grupo hermano entre Eurytomidae y Leucospidae+Chalcididae (Wijesekara 1997a).

Taxonomía

Bouček (1974a,b) revisa la fauna a escala mundial y describe una nueva especie de Bolivia. Grissell y Cameron (2002) describen una nueva especie del Ecuador.

Biología y distribución

Leucospidae es ectoparasitoide (presumiblemente idio-bionte) de larvas o pupas de especies de Hymenoptera Aculeata (Hanson 1995). Los hospederos son principalmente abejas solitarias y con menor frecuencia de avisas solitarias (Eumenidae y Sphecidae). Ocasionalmente las abejas parásitas de los géneros *Coelioxys* y *Stelis* (Megachilidae) han sido registradas también como hospederos. Varias especies de avisas suramericanas de los género *Polybia*, *Stelopolybia*, *Parachartegus*, *Megacanthopus*, *Pachymenes*, *Montezumia* y *Polistes* y la abeja Anthophoridae *Odyneropsis foveata* ha sido observada en conexión con algunas

especies de *Polistomorpha* y *Leucospis* (Bouček 1974a). La oviposición ocurre a través de la pared del nido del hospedero e involucra procesos más elaborados, en el cual los tergos metasomales I y II empiezan a separarse dorsalmente. La parte interna del ovipositor se enrolla hacia atrás dentro de una membrana intersegmental mientras que el metasoma se dobla hacia abajo más allá del primer tergo; de ésta manera, la parte distal del ovipositor se trae a una posición perpendicular (Clausen 1940); si la pared del nido es muy dura, la perforación puede requerir más de 3 horas. El *Leucospidae* puede detectar la larva que está allí disponible tan solo cuando penetra la cavidad del hospedero. El huevo es grande, blancuzco, curvado y ahusado en la parte final, y se adhiere a la membrana de la célula hospedero o al capullo si está presente. Una sola larva parasitoidea sobrevive y se desarrolla como succionador ectoparasitoide de los fluidos del cuerpo del hospedero. Cuando emerge el primer instar larval, no se empieza a alimentar inmediatamente, pero examina afuera y destruye cualquier competidor presente. Hay aparentemente 3 instares larvales y en el último de ellos no se mueve con facilidad como lo hace en el primer instar. El desarrollo desde la oviposición hasta la emergencia del adulto va de 3 a 5 semanas bajo condiciones óptimas, pero

en otros se extienden a varios meses en periodos de invierno (Clausen 1940), algunas especies se reproducen por partenogénesis. Los adultos poseen las partes bucales protractiles para lamer el néctar de flores estrechas y profundas (Bouček 1974a).

Los adultos son notables por sus patrones de coloración y se asemejan a *Vespidae* *Polistinae*. Las especies que poseen una distribución amplia y son miméticas pueden involucrar modelos diferentes en áreas distintas, lo que conlleva a que exista una considerable variación intraespecífica en la coloración (Bouček 1974a).

Leucospidae es primariamente de distribución tropical y subtropical, y muchas especies se encuentran en climas cálidos (Hanson 1995); aunque se han descrito 11 géneros, sólo cuatro son considerados válidos: *Polistomorpha* Westwood, 1839; *Leucospis* Fabricius, 1775; *Neleucospis* Bouček, 1974; *Micrapion* Kriechbaumer, 1894. A escala mundial hay alrededor de 130 a 140 especies descritas. *Polistomorpha* incluye 7 especies que están confinadas a Centro y Sudamérica; *Leucospis* es cosmopolita, tiene 113 especies descritas de las cuales 44 son del Nuevo Mundo; *Neleucospis* con una especie en el oeste de África y *Micrapion* con 11 especies en África y Madagascar (Bouček 1974a).

Clave para los géneros neotropicales de la familia Leucospidae

Adaptada de Bouček 1974a y Hanson 1995

- 1 Palpo maxilar ausente (Figura 66.2) o reducido a un rudimento corto a manera de cepillo (Figura 66.3), palpo labial muy corto; ápice de la tibia posterior perpendicularmente truncado, espolón externo distintivo y más largo que el interno (Figura 66.5); ovipositor confinado en la parte ventral del gáster, gáster en forma de huso, ápice del gáster generalmente con epipigio en forma de cono (Figuras 66.8-66.9), excepto en *P. fasciata*, (Figura 66.6) ... ***Polistomorpha***
- Palpos evidentes (Figura 66.4), palpo maxilar con cuatro segmentos, palpo labial con tres; ápice de la tibia posterior proyectado generalmente en una espina característica, espolón externo usualmente reducido y más corto que el espolón interno; ovipositor de longitud variable, éste se gira hacia arriba y se dirige a la parte anterior (Figura 66.7), epipigio se gira sobre el gáster (Figura 66.7) y no forma un gorro apical en forma de cono ***Leucospis***

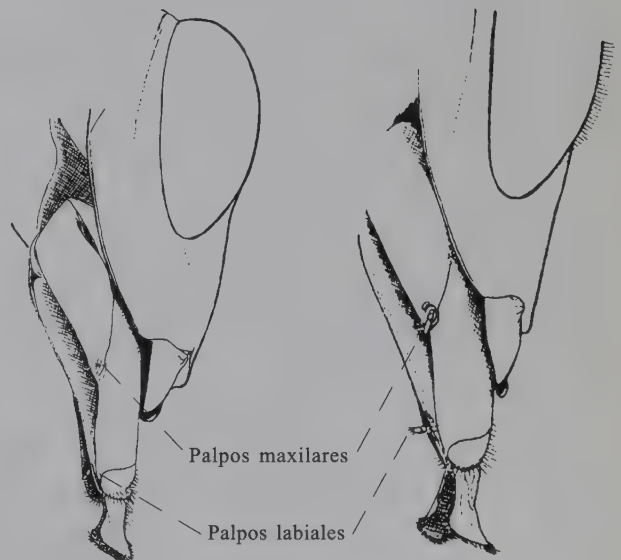


Figura 66.2

Figura 66.3

Figuras 66.2-66.3: 66.2 Cabeza oblicua vista ventro-lateral, complejo labio-maxila, *P. conura*; 66.3 Cabeza oblicua vista ventro-lateral, complejo labio-maxila, *P. fasciata*.

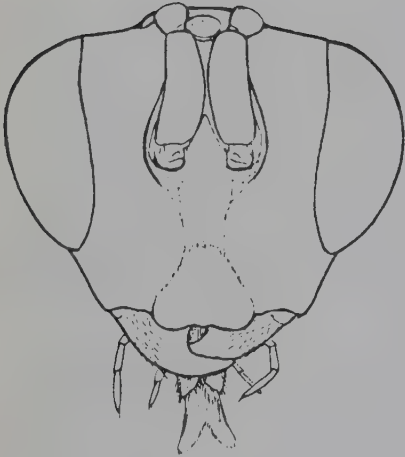


Figura 66.4

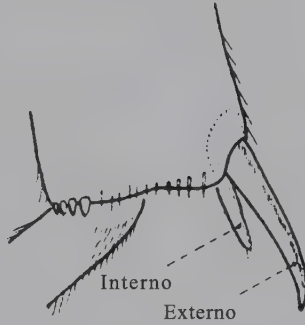


Figura 66.5

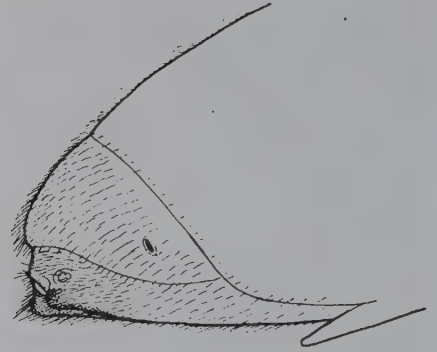


Figura 66.6

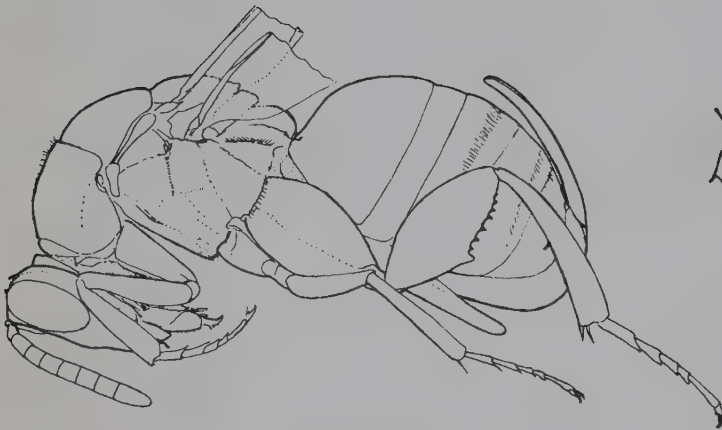


Figura 66.7

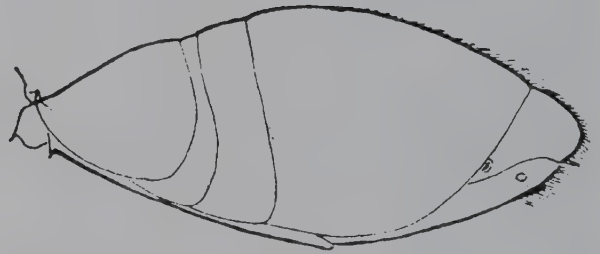


Figura 66.8



Figura 66.9

Figuras 66.4-66.9: 66.4 Cabeza en vista frontal, *L. addenda*; 66.5 Ápice tibia posterior, *P. conura*. 66.6 Ápice del gáster vista lateral, *P. fasciata*; 66.7 Ápice del gáster, vista lateral, *L. genalis*, ♀; 66.8 Gáster en vista lateral, *P. nitidiventris*; 66.9 Gáster y pata posterior, *P. femorata*, ♀.

Literatura citada capítulos 65 y 66

- Arias, D. C. y G. Delvare. 2003. Lista de los géneros y especies de la familia Chalcididae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de la Región Neotropical. *Biota Colombiana* 4(2):123-145.
- Ashmead, W. H. 1904. Classification of the chalcid-flies of the superfamily Chalcidoidea with descriptions of the new species in the Carnegie Museum, collected in South America by Herbert H. Smith. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1(4):i-xxi, 225-551.
- Bischoff, H. 1927. *Biologie der Hymenopteren*. Julius Springer, Berlin.
- Bouček, Z. 1974a. A revision of the Leucospidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology* 23:1-241.
- Bouček, Z. 1974b. Description of a new *Leucospis* (Hymenoptera: Chalcidoidea) from Bolivia. *Studia Entomologica* 17:430-432.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford, England.
- Bouček, Z. 1992. The New World genera of Chalcididae, pp. 49-117, en: Delvare, G. y Z. Bouček. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 53.
- Bouček, Z. y S. L. Heydon. 1997. Pteromalidae, pp. 541-692, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Burks, B. D. 1939a. Two new species of *Platychalcis* from Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Arbeiten über Morphologische und Taxonomische Entomologie* 6:275-278.
- Burks, B. D. 1939b. A new species of *Chalcis* from the Dominican Republic. *American Museum Novitates* 1039:1-2.
- Burks, B. D. 1960. A revision of the genus *Brachymeria* Westwood in America north of Mexico (Hymenoptera: Chalcididae). *Transactions of the American Entomological Society* 86(3):225-273.
- Burks, B. D. 1971. A synopsis of the general family Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Transactions of the American Entomological Society* 97:1-89.
- Burks, B. D. 1977. The Mexican species of *Chalcis* Fabricius (Hymenoptera: Chalcididae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79(3):383-399.
- Burks, B. D. 1979. Torymidae (Agaoninae) and all other families of Chalcidoidea (excluding Encyrtidae), pp.748-749, 768-889, 967-1043, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous insects*. McGraw-Hill, New York.
- Copland, M. J. W. y P. E. King. 1972. The structure of the female reproductive system in the Chalcididae (Hymenoptera). *Entomologist's Monthly Magazine* 107:230-239.
- Cordero, J. y R. D. Cave. 1992. Natural enemies of *Plutella xylostella* (Lep. Plutellidae) on crucifers in Honduras. *Entomophaga* 37:397-407.
- Darling, D. C. 1988. Comparative morphology of the labrum in Hymenoptera: the digitate labrum of Perilampidae and Eucharitidae (Chalcidoidea). *Canadian Journal of Zoology* 66:2811-2835.
- De Santis, L. 1967. *Catálogo de los himenópteros argentinos de la serie parasítica, incluyendo Bethyloidea*. Comisión de Investigación Científica, La Plata.
- De Santis, L. 1975. Nota sobre calcidoideos neotrópicos (Hymenoptera). *Neotropica* 21(64):8-10.
- De Santis, L. 1979. *Catálogo de los himenópteros calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- De Santis, L. 1980. *Catálogo de los himenópteros brasileños de la serie parasítica incluyendo Bethyloidea*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- De Santis, L. 1983. *Catálogo de los himenópteros calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Primer suplemento. *Revista Peruana de Entomología* 24(1):1-38.
- De Santis, L. 1989. *Catálogo de himenópteros calcidoideos (Hymenoptera) al sur de los Estados Unidos*. Segundo suplemento. *Acta Entomológica Chilena* 15:9-90.
- De Santis, L. y P. Fidalgo. 1994. *Catálogo de himenópteros calcidoideos. Serie de la Academia Nacional de Agronomía y veterinaria, Buenos Aires* 13:131-154.
- Delvare, G. 1988. Some important morphological features of the Chalcidini (Hymenoptera: Chalcididae) and their implications in the classification of the tribe, pp. 25-64, en: Gupta V. K. (ed.). *Advances in parasitic Hymenoptera research, proceeding of the II Conference on the Taxonomy and Biology Parasitic Hymenoptera*. November 22-23, 1987, University of Florida, Gainesville, Florida.
- Delvare, G. 1992. A reclassification of the Chalcidini with a check list of the New World species, pp. 119-467, en: Delvare, G. y Z. Bouček. On the New World Chalcididae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 53.
- Delvare, G. 1993. Les Chalcididae (Hymenoptera) d'importance économique dans les palmeraies d'Amérique tropicale. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 97(4):349-372.
- Delvare, G. 1995. Chalcididae, pp. 289-298, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Delvare, G. 2004. *Contribution a l'étude systématique des Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera): Phylogénie, complexes d'espèces chez les Chalcididae, Eurytomidae et Torymidae*. Formation Doctorale Espace-Temps-Civilisations, Dossier d'Habilitation a Diriger des

- Recherches (H.D.R), Université Montpellier III Paul Valéry, France.
- Delvare, G. y P. Genty. 1992. Interés de las plantas atractivas para la fauna auxiliar de las plantaciones de palma en América tropical. *Oléagineux* 47(10):551-560.
- DiGiulio, J. A. 1997. Eurytomidae, pp. 477-495, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118(3):205-240.
- Gibson, G. A. P. 1993. Superfamilies Mymarommatoidae and Chalcidoidea, pp. 570-655, en: Goulet H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Girault, A. A. 1915. Australian Hymenoptera Chalcidoidea-XIV. The family Chalcididae with description of new genera and species. *Memoirs of the Queensland Museum* 4:315-365.
- Grisell, E. E. 1995. Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae) A redefinition, generic classification and annotated world catalog of species. *Memoirs on Entomology International* 2:1-470.
- Grisell, E. E. y A. C. Cameron. 2002. A new *Leucospis* Fabricius (Hymenoptera: Leucospidae), the first reported gregarious species. *Journal of Hymenoptera Research* 11(2):271-278.
- Halstead, J. A. 1986. *Ceratospicra campoplegicus* Burks, male description and new distribution records (Hymenoptera: Chalcididae) *Pan-Pacific Entomologist* 62(4):323-325.
- Halstead, J. A. 1987. *Acanthochalcis nigricans* Cameron – New distribution information, including Central America (Hymenoptera: Chalcididae). *Pan-Pacific Entomologist* 63(3):236.
- Halstead, J. A. 1991a. New species of *Aspirrhina* Kirby from the Neotropical Region (Hymenoptera: Chalcididae). *Pan-Pacific Entomologist* 67(1):65-71.
- Halstead, J. A. 1991b. New species of *Notaspidium* Dalla Torre from the Nearctic and Neotropical region (Hymenoptera: Chalcididae). *Pan-Pacific Entomologist* 67(1):65-71.
- Halstead, J. A. 1991c. *Thaumetelia* Kirby: A generic synonym of *Brachymeria* Westwood (Hymenoptera: Chalcididae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93(4):951-952.
- Hanson, P. E. 1995. Leucospidae., pp. 342-344, en: Hanson P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Mexzón, R. G. y C. M. Chinchilla. 1991. Entomofauna perjudicial, enemigos naturales y maleza útiles en palma aceitera (*Elaeis guineensis*) en América Central. *Manejo Integrado de Plagas* 20-21:1-7.
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea. Taxapad, Scientific Names for Information Management* (base de datos en CD-ROM).
- Peck, O. 1963. A catalogue of the Nearctic Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). *The Canadian Entomologist Supplement* 30:1-1092.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. N. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidae. *Journal of Natural History* 28:635-682.
- Riek, E. F. 1970. Hymenoptera, pp. 867-879, en: CSIRO (ed.). *The insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton, Victoria, Australia.
- Stage, G. L. y R. R. Snelling. 1986. The subfamilies of Eurytomidae and systematics of the subfamily Heimbrinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Contributions in Science* 375:1-17.
- Steffan, J. R. 1973. Révision des genres *Stypiura* Kirby et *Parastypiura* Steffan (Hym., Chalcididae) de la région néotropicale. *Annales de la Société Entomologique de France* 9(2):391-412.
- Wijesekara, G. A. 1997a. Phylogeny of Chalcididae (Insecta: Hymenoptera) and its congruence with contemporary hierarchical classification. *Contributions of the American Entomological Institute* 29(3):1-61.
- Wijesekara, G. A. 1997b. Generic relationships within the tribes Cratocentrini and Phasgonophorini (Hymenoptera: Chalcididae). *Journal of Hymenoptera Research* 6:297-335.

Familia Eurytomidae

M. Gates

Diagnosis

Pronoto cuadrado en vista dorsal y generalmente con escultura tosca umbilicada en la cabeza y el mesosoma (Figura 67.6); fémur posterior de tamaño normal, no engrosado, ni posee dientes en la parte ventral con la consiguiente curva para acomodar el fémur agrandado, como en Chalcididae; tibia posterior no engrosada. Los euritómidos tienen un amplio rango de formas pero son generalmente robustos y varían en talla desde casi 0.5 a 20 mm con la mayoría entre 1 y 3 mm. Coloración típicamente oscura, negra, amarilla o naranja, usualmente no brillante pero ocasionalmente satinada. Especies del género *Chryseida* de coloración verde o azul metálico, frecuentemente con reflejos bronce, rojo o púrpura. Dimorfismo sexual no es extremo y los machos difieren

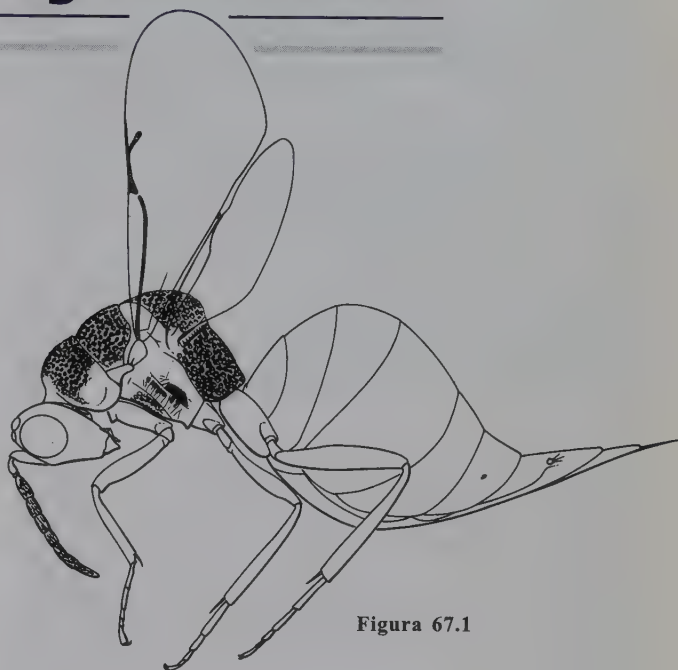


Figura 67.1

de las hembras principalmente en su estructura antenal (Figuras 67.3, 67.5) y gastral (Figura 67.7). Hábitus general, Figura 67.1.

Filogenia

No existen sinapomorfias propuestas para Eurytomidae (Campbell *et al.* 2000; Gates, en prensa), a pesar de estudios basados en fuentes morfológicas y moleculares (28S-D2 rDNA de transcripción). En un análisis más restringido de taxones de euritómidos con supuestos taxones hermanos (Chalcididae, Leucospidae, ciertos Pteromalidae) enraizados como grupos externos, solamente caracteres simplesiomórficos (metafémur no agrandado, metatibia no arqueada, etc.) soportan el internodo de Eurytomidae. Sin embargo, en el análisis se encontró soporte para afirmar que dos de las tres subfamilias de Eurytomidae, Rileyinae y Heimbrinae, son monofiléticas, mientras que la otra subfamilia, Eurytominae, sólo en parte se halló con el mismo estatus. Los problemas en identificación y reconocimiento de taxones

dentro de Eurytomidae o, para el caso, la gran mayoría de Chalcidoidea, se deben principalmente a la rampante homoplasia y simplesiomorfias conocidos en todos los niveles dentro de Chalcidoidea (Bouček 1988; Campbell *et al.* 2000; Gibson *et al.* 1999; Heraty *et al.* 1997; Gates, en prensa) causada por el exceso de caracteres plásticos e intergradaciones entre grupos (Gordh 1979; Grissell 1980).

Taxonomía

Eurytomidae es una pequeña familia dentro de los Chalcidoidea con unas 1.400 especies en unos 90 géneros (Noyes 2002) y aproximadamente 34 géneros y 221 especies en la Región Neotropical. Los Eurytomidae son moderadamente comunes en todos los hábitat y se colectan y crían fácil-

mente. Recientemente se han reconocido 3 subfamilias (Eurytominae, Heimbrinae y Rileyinae, Stage y Snelling 1986; Bouček 1988; Gates, en prensa), aunque hay viejas propuestas de 3 a 7 subfamilias (Ashmead 1904; Schmiedeknecht 1909; Bugbee 1936; Ferrière 1950; Nikol'skaya 1952; Claridge 1961a, Peck 1963; Peck *et al.* 1964; Riek 1970; Burks 1971; Burks 1979). Sin embargo, sólo recientemente se han sugerido algunos caracteres destinados a distinguir las subfamilias (Stage y Snelling 1986; Zerova 1988, 1995; Gates, en prensa).

Biología y distribución

Las larvas de Eurytomidae pueden ser entomófagas, fitófagas o entomofitófagas. La mayoría de las especies entomófagas parasitan estados larvales o pupales de Coleoptera, Diptera e Hymenoptera, encubiertos en tejido vegetal, y la mayoría de estos son probablemente idiobiontes ectoparasíticos solitarios. Los *Neorileya* son idiobiontes endoparasíticos en huevos de Heteroptera y Orthoptera, y unas pocas especies de *Eurytoma* son depredadores de huevos de araña. *Sycophila* y unas pocas especies de *Eurytoma* son cenobiontes endoparasíticos de larvas de insectos formadoras de agallas. Quizás los más inusuales son *Conoaxima*, idiobiontes endoparasíticos de reinas de hormigas adultas.

Las larvas de euritómidos fitófagos comen generalmente semillas pero algunas son formadoras de agallas sobre otras partes de la planta. La mayoría de especies del género más grande, *Eurytoma*, son idiobiontes ectoparasíticos de insectos formadores de agallas (Uhler 1951; Askew 1961), principalmente los Cecidomyiidae y Cynipidae, pero también menos comúnmente formadores de agallas hemimetábolos en Psylloidea y Coccoidea (Hanson, comunicación personal).

Sin embargo, tipos interesantes de alimentación se conocen en *Eurytoma*, incluyendo cleptoparasitismo (Arthur 1961), predación de huevos de araña (Fullaway 1953), cenobiontes endoparasíticos de insectos formadores de agallas (Uhler 1951; Claridge 1961b; Varley 1937), fitofagia en semillas (Bugbee 1941, 1967, 1971; Crosby 1909), pseudohiperparasitismo (Faure 1926; Rosenberg 1934) o entomofitofagia (Phillips 1917, 1927; Claridge 1961a; Bugbee 1975).

La fitofagia parece estar restringida a ciertos miembros de la subfamilia Eurytominae. Todas las especies conocidas de *Bephratelloides* se alimentan de semillas de Annonaceae (Bruner y Acuña 1967; Korytkowski y Peña 1966; Grissell y Schauf 1990; Grissell y Foster 1996; Pereira *et al.* 1998; Perioto, comunicación personal; Perioto 1997). *Eurytoma orchidearum* (Westwood) se ha encontrado consumiendo en los retoños y pseudobulbos de varias especies de *Cattleya*, *Laelia*, *Epidendrum*, *Brassavola* y *Cypripedium* (Orchidaceae) (Swezey 1945; Tanada 1953; Noyes 2002). *Prodecatoma* se ha criado a partir de semillas de Ebenaceae, Myrtaceae, Rubiaceae y Vitaceae (DeSantis 1979; Burks 1979; Hanson 1995), mientras que otras especies se han detectado de agallas de plantas (DeSantis 1979) donde sus relaciones tróficas permanecen desconocidas. Especies de *Systole* se alimentan en semillas de Apiaceae, mientras *Tetramesa* forman agallas en tallos o semillas de Poaceae.

Las especies entomófagas de *Eurytoma* son generalmente de menos interés económico con respecto a las especies fitófagas, las cuales incluyen pestes de cosechas y agentes de control biológico. Miembros del grupo de especies paleárticas *amygdali* de *Eurytoma* han radiado sobre árboles rosáceos frutales (manzano, ciruelo, albaricoque, durazno) y se consideran plagas, mientras una especie en el este del Mediterráneo es plaga seria en semillas de almendra (Plaut 1971, 1972; Zerova y Fursov 1991). La especie tropical americana ampliamente distribuida *E. orchidearum* (Westwood) se alimenta en brotes y pseudobulbos de varias especies de Orchidaceae; estos especímenes pueden ser plagas dañinas de cultivos de orquídeas (Swezey 1945; Best 1952).

Algunos euritómidos fitófagos han sido usados en control biológico. Por ejemplo, el fitófago *E. attiva* Burks fue introducido desde Trinidad a Mauricio como un agente de control biológico de semillas de borraja *Cordia curassavica* (Jacq.) (Williams 1960; Julien y Griffiths 1998). Una especie no identificada de *Eurytoma* esta siendo evaluada para el control de la peste de *Psidium cattleianum* (Myrtaceae) en Hawaii (Wikler *et al.* 1996). Unas pocas especies euritómidas carnívoras han sido usadas también en programas de control biológico, pero con poco éxito. Un ejemplo es el intento de usar *E. latrodicti* contra los sacos de huevos de la araña viuda negra, *Lactrodectus mactans* (McMurty 1978).

Clave para las subfamilias de Eurytomidae

- 1 Escudelo prolongado posteriormente en un proceso como espina roma (Figura 67.2); tergos 2 y 3 fusionados, cubriendo la mayoría del metasoma (Figura 67.2) [Antena con 13 segmentos] **Heimbrinae**
- Escudelo no se prolonga posteriormente; tergos 2 y 3 no fusionados ni cubriendo la mayoría del metasoma **2**

- 2(1) Antena con 13 segmentos, incluyendo dos o tres anillos, dimorfismo sexual mínimo (machos usualmente con placa ventral expandida visible sobre el escapo, Figura 67.5); prepecto pequeño, menor en tamaño que la tégula (Figura 67.4), excepto en *Platyrileya*; tergos gastrales basales reducidos y posicionados anterodorsalmente

(Figura 67.4) **Rileyinae**
 - Antena con 9 a 11 segmentos, incluyendo un anillo, con frecuencia sexualmente dimórficos [machos algunas veces con placa ventral expandida, típicamente con flagelómeros alargados con uno o mas arreglos de sedas en

círculo o en espiral sobre cada flagelómero, Figura 67.5]; prepecto mas grande, al menos tan grande como la tégula (Figura 67.6); tergos gastrales basales no reducidos, ubicados dorsalmente (Figura 67.7) **Eurytominae**

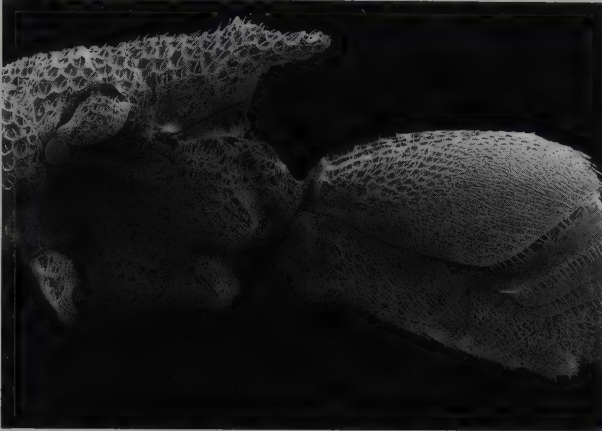


Figura 67.2



Figura 67.3



Figura 67.4



Figura 67.5



Figura 67.6

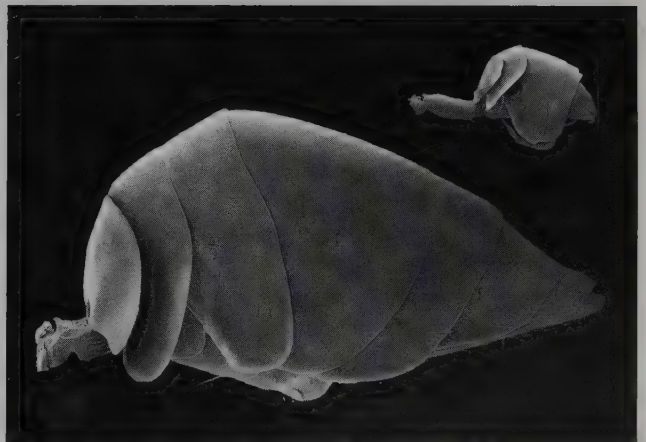


Figura 67.7

Figuras 67.2-67.7: 67.2 Meso y metasoma, vista lateral (Heimbrinae); 67.3 Antena; 67.4 Meso y metasoma, vista lateral (Rileyinae); 67.5 Antena (Rileyinae); 67.6 Mesosoma, vista lateral (Eurytominae); 67.7 Gáster, vista lateral (Eurytominae).

Literatura citada

- Arthur, A. 1961. The cleptoparasitic habits and the immature stages of *Eurytoma pini* Bugbee (Hymenoptera: Chalcididae), a parasite of the European pine shoot moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lepidoptera: Olethreutidae). *The Canadian Entomologist* 93:655-660.
- Ashmead, W. 1904. Classification of the chalcid flies of the superfamily Chalcidoidea with descriptions of new species in the Carnegie Museum, collected in South America by Herbert H. Smith. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1(4):i-xi, 225-551.
- Askew, R. 1961. A study of the biology of species of the genus *Mesopolobus* (Pteromalidae) associated with cynipid galls on oak. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 113:155-173.
- Best, H. A. 1952. Stem wasp pest of cattleya. *Bulletin of the Pacific Orchid Society of Hawaii* 10(2):56-58.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, Cambrian News Ltd., Wales.
- Bruner, S. y J. Acuña. 1967. Sobre la biología de *Bephrata cubensis* Ashm. el insecto barrenador de las frutas anonáceas. *Revista Agricultura Comercial Trab.* 5:21-30.
- Bugbee, R. 1936. Phylogeny of some eurytomid genera. *Entomologica Americana* 26:169-223.
- Bugbee, R. 1941. A new species of the *Eurytoma rhois* complex from the seeds of *Schmaltzia (Rhus) trilobata*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 14:97-102.
- Bugbee, R. 1967. Revision of chalcid wasps of the genus *Eurytoma* in America north of Mexico. *Proceedings of the United States National Museum* 118:432-552.
- Bugbee, R. 1971. A new species of Arizona *Eurytoma* phytophagous in *Ceanothus greggii* seeds. *Journal of the Kansas Entomological Society* 44:111-112.
- Bugbee, R. 1975. *Eurytoma* species from Mexico and Guatemala with synonyms and keys (Hymenoptera: Eurytomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 68:251-256.
- Burks, B. 1971. A synopsis of the genera of the family Eurytomidae (Hym., Chalcidoidea). *Transactions of the American Entomological Society* 97(1):1-89.
- Burks, B. 1979. Eurytomidae, pp. 835-860, en: Krombein, K.V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Campbell, B., J. Heraty, J. Rasplus, K. Chan, J. Steffen-Campbell y C. Babcock. 2000. Molecular systematics of the Chalcidoidea using 28S-D2 rDNA, pp. 59-71, en: Austin, A. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera: Systematics, biodiversity and biocontrol*. CSIRO Publishing, Australia.
- Claridge, M. 1961a. An advance towards a natural classification of eurytomid genera (Hym., Chalcidoidea) with particular reference to British forms. *Transactions of the Society for British Entomology* 14:167-185.
- Claridge, M. 1961b. Biological observations on some eurytomid (Hymenoptera: Chalcidoidea) parasites associated with Compositae, and some taxonomic implications. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 36:153-158.
- Crosby, C. 1909. On certain seed-infesting chalcids flies. *Cornell University Agricultural Experiment Station Bulletin* 265:367-388.
- De Santis, L. 1979. *Catálogo de los himenópteros calcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Publicación Especial Comisión de Investigaciones Científicas, Provincia de Buenos Aires.
- Faure, J. 1926. *Contribution à l'étude d'un complexe biologique: la piéride du chou (Pieris brassicae L.) et ses parasites hyménoptères*. Thesis du Faculté de Sciences de la Université de Lyon.
- Ferrière, C. 1950. Notes sur les-*Eurytoma* (Hym., Chalcidoidea). I. Les types de Thomson et de Mayr. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 23:377-410.
- Fullaway, D. 1953. Three new species of *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 15:33-36.
- Gates, M. *Species revision and generic systematics of world Rileyinae (Hymenoptera: Eurytomidae)*. Entomology Monographs Series. University of California Press (en prensa).
- Gibson, G., J. Huber y J. Woolley (eds.). 1997. *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Gibson, G., J. Heraty y J. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Gordh, G. 1979. Encyrtidae, pp. 890-966, en: Krombein, K.V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol 1. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Grissell, E. E. 1980. Chalcidoidea, pp.1-50, en: *Syllabus for parasitic Hymenoptera training session 1*. June 23-28th, College Park, MD.
- Grissell, E. y M. Schauff. 1990. A synopsis of the seed-feeding genus *Bephratelloides* (Chalcidoidea: Eurytomidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:177-187.
- Grissell, E. y M. Foster. 1996. A new *Bephratelloides* (Hymenoptera: Eurytomidae) from seeds of *Cymbopetalum* (Annonaceae) in Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:256-263.
- Hanson, P. 1995. Family Eurytomidae, pp. 336-342, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.
- Heraty, J., J. Woolley y D. Darling. 1997. Phylogenetic

- implications of the mesofurca in Chalcidoidea (Hymenoptera), with emphasis on Aphelinidae. *Systematic Entomology* 22:45-65.
- Julien, M. y M. Griffiths. 1998. *Biological control of weeds. A world catalogue of agents and their target weeds*. 4th ed. CABI Publishing, Wallingford.
- Korytkowski, G. y D. Peña. 1966. *Bephrata cubensis* Ashm. (Hymenoptera: Eurytomidae) una nueva especie dañina a las anonáceas en el Perú. *Revista Peruana de Entomología* 9:56-60.
- McMurtry, J. 1978. Theridiidae, p. 1, en: Clausen, C. *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review*. USDA Agriculture Handbook 480.
- Nikol'skaya, M. 1952. Chalcids of the fauna of the USSR (Chalcidoidea). *Opredeliteli po Faune SSSR, Izdavaemie Zoologicheskim Institutom Akademii Nauk SSR* 44:1-575.
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001*. 2nd ed. CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.
- Peck, O. 1963. A catalogue of the Nearctic Chalcidoidea (Insecta; Hymenoptera). *The Canadian Entomologist* 30:1-1092.
- Peck, O., Z. Bouček y A. Hoffer. 1964. Keys to the Chalcidoidea of Czechoslovakia (Insecta: Hymenoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 34:1-121.
- Pereira, M., N. Anjos y M. Picanço. 1998. Ciclo biológico del barrenador de semillas de guanábana *Bephratelloides pomorum* (Fab.) (Hymenoptera: Eurytomidae). *Agronomia Tropical* 48(4):509-517.
- Perioto, N. 1997. Emergência de *Bephratelloides* (Hymenoptera: Eurytomidae) de sementes de *Xylopia aromatica* (Annonaceae) coletadas em fezes de *Dafnis cayana* (Aves: Coerebidae). *Arquivos Instituto Biológico* 64(2):135-137.
- Phillips, W. 1917. Report on *Isosoma* investigations. *Journal of Economic Entomology* 10:139-146.
- Phillips, W. 1927. *Eurytoma parva* (Girault) Phillips and its biology as a parasite of the wheat jointworm, *Harmolita tritici* (Fitch). *Journal of Agricultural Research* 34:743-758.
- Plaut, H. 1971. On the biology of the adult almond wasp, *Eurytoma amygdali* End. (Hym., Eurytomidae) in Israel. *Bulletin of Entomological Research* 61:275-281.
- Plaut, H. 1972. On the biology of the immature stage of the almond wasp, *Eurytoma amygdali* End. (Hym., Eurytomidae) in Israel. *Bulletin of Entomological Research* 61:681-687.
- Riek, E. 1970. Hymenoptera, pp. 867-959, en: *The insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton, Victoria.
- Rosenberg, H. 1934. The biology and distribution in France of the larval parasites of *Cydia pomonella* L. *Bulletin of Entomological Research* 25:201-256.
- Schmiedeknecht, O. 1909. Hymenoptera Fam. Chalcididae. *Genera Insectorum* 97:1-550.
- Stage, G. y R. Snelling. 1986. The subfamilies of Eurytomidae and systematics of the subfamily Heimbrinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Contributions in Science* 375:1-17.
- Swezey, O. 1945. Insects associated with orchids. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 12:343-403.
- Tanada, Y. 1953. The cattleyafly, *Eurytoma orchidearum* (Westwood), in Hawaii. *Hawaii Orchid Society Bulletin* 5:41-47.
- Uhler, L. 1951. Biology and ecology of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis* (Fitch). *Memoirs of the Cornell University Agricultural Experiment Station* 300:1-51.
- Varley, G. 1937. Description of the eggs and larvae of four species of chalcidoid Hymenoptera parasitic on the knapweed gall-fly. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 6:122-130.
- Wikler, C., C. Smith y J. Pedrosa-Macedo. 1996. The stem-gall wasp *Eurytoma* sp. (Hymenoptera: Eurytomidae), a potential biological control agent against *Psidium cattleianum*, pp. 219-221, en: Moran, V. C. y J. H. Hoffmann (eds.). *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*. January 19-26th. University of Cape Town, Stellenbosch, South Africa.
- Williams, J. 1960. Control of black sage (*Cordia macrostachya*) in Mauritius: The introduction, biology and bionomics of a species of *Eurytoma* (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of Entomological Research* 51:123-133.
- Zerova, M. 1988. The main trends of evolution and the system of chalcids of the family Eurytomidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Entomologicheskoe Obozrenie* 67(3):649-674.
- Zerova, M. 1995. *The parasitic Hymenoptera subfamilies Eurytominae and Eudecatominae (Chalcidoidea, Eurytomidae) of the Palaearctics*. Naukova Dumka Publishers, Kiev.
- Zerova, M. y V. Fursov. 1991. The Palaearctic species of *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) developing in stone fruits (Rosaceae: Prunoideae). *Bulletin of Entomological Research* 81(2):209-219.

CAPÍTULO 68

Familia Pteromalidae*P. E. Hanson y S. L. Heydon***Diagnosis**

Usualmente entre 1.0 y 7.0 mm de longitud, excepto un género que mide hasta 30.0 mm; la coloración varía de verde brillante o azul a negra o amarilla. Puente de la postgena ausente, área entre el foramen occipital y la boca generalmente membranosa (en contraste con la mayoría de Agaonidae y Torymidae). Antena generalmente con 13 segmentos (incluyendo 1 a 3 anillos y entre 5 a 7 segmentos funiculares), a veces con menos segmentos; la posición de la inserción antenal varía de ubicación, en la margen de la boca o más allá de la mitad del espacio entre la boca y el ocelo anterior; dimorfismo sexual en la antena. Pronoto varía desde muy corto a subrectangular, mesoescuto con o sin notaulo. Usualmente las alas totalmente desarrolladas (en el Neotrópico las formas braquípteras sólo se conocen en Diparinae), ala anterior usualmente con la vena marginal varias veces más larga que ancha, con las venas postmarginal y



Figura 68.1

estigmal usualmente bien desarrolladas. Tarso casi siempre con 5 segmentos (4 segmentos en Eunotinae-Idioporini). Metasoma subpeciado a distintamente peciolo; ovipositor varía de completamente oculto a bien expuesto. En general la familia es difícil de caracterizar excepto por la ausencia de rasgos que definen a otras familias del Chalcidoidea, y no hay evidencia que sustente la monofilia del grupo. Figura 68.1.

Filogenia, diversidad y distribución

Pteromalidae es de distribución cosmopolita y una de las familias más grandes de Chalcidoidea; contiene casi 600 géneros y aproximadamente 3.500 especies descritas (Noyes 2002). Para la Región Neártica se han descrito 230 géneros y aproximadamente 400 especies, aunque se estima que el número real está en 1.500 especies (Bouček y Heydon 1997). La fauna neotropical ha sido pobremente estudiada, así que es imposible dar una estimación para el número de géneros

y especies, aunque Pteromalidae probablemente representa la tercera familia más grande de Chalcidoidea (después de Eulophidae y de Encyrtidae). El número de subfamilias de Pteromalidae y sus definiciones han cambiado con frecuencia. En el pasado, algunas de las subfamilias (por ejemplo Cleonyminae y Spalanginae) fueron tratadas como familias separadas, y algunos taxones que han sido excluidos de Pteromalidae fueron considerados subfamilias (por ejemplo Ormyridae, Perilampidae, y algunas subfamilias de Agaonidae). La clasificación moderna de Chalcidoidea está basada en Bouček (1988), quién reconoció 28 subfamilias en la Región de Australasia. Usando esta clasificación,

Noyes (2002) lista 31 subfamilias a escala mundial, de las cuales 13 son monotípicas. Aquí, seguimos la clasificación de Bouček (1988) y Noyes (2002), excepto por Miscogastrinae que está ubicada en Pteromalinae. Así, 17 de las 30 subfamilias actualmente son reportadas en el Neotrópico. No existen análisis cladísticos de las relaciones entre las subfamilias.

Biología

La mayoría de los Pteromalidae son parasitoides, pero muy pocos son predadores (por ejemplo *Arachnoptermalus* de huevos de arañas) y pocos son fitófagos (algunos Ormo-cerinae). Las clases de parasitismo encontradas en la familia son muy diversas; comprenden idiobiosis, cenobiosis, ectoparasitismo y endoparasitismo, parasitoidismo solitario y gregario, y parasitoidismo primario y secundario. Los hospederos de Pteromalidae incluyen arañas y diez órdenes de insectos (Dzhanokmen 1990): Blattodea, Dermaptera, Hemiptera (incluso Homoptera), Neuroptera, Coleoptera, Strepsiptera, Lepidoptera, Diptera, Siphonaptera e Hymenoptera. La mayoría de las especies atacan larvas o pupas de insectos holometábolos (especialmente Coleoptera y Diptera), pero pocas especies parasitan huevos o incluso adultos. La mayoría de las especies de Pteromalidae son probablemente solitarias ectoparasitoides e idiobiontes, aunque varias especies parasitoides de pupas son gregarias. La cenobiosis es conocida en solo dos subfamilias: Pireninae y Pteromalinae, y en todos los casos reportados son cenobiontes endoparasitoides de Diptera. Varios Pteromalidae son hiperparasitoides facultativos, y unos pocos parecen ser hiperparasitoides obligatorios, sobre todo aquellos que están asociados con áfidos y Lepidópteros. Debe hacerse énfasis en que muchos de los registros de hospederos de Pteromalidae están basados en muy pocas observaciones y la información biológica sobre las especies neotropicales (la mayoría de ellas aún no descritas) es casi inexistente.

Los géneros *Muscidifurax*, *Pachycrepoideus* y *Spalangia* se usan a menudo en el control biológico de moscas (Muscidae) asociadas con excrementos. Otras Pteromalidae parasitan dípteros que son plagas de cosechas (por ejemplo algunos *Halticoptera* parasitan *Liriomyza*, Agromyzidae), aunque en estas situaciones ellas son normalmente de menor importancia que los eulófidos y braconidos. Pteromalidae y Bethyidae son ambos agentes de control biológico importantes de plagas de escarabajos que se encuentran en los almacenajes de granos. Cuatro especies cosmopolitas han sido bien estudiadas en lo que a esto se refiere: *Theocolax elegans*, *Anisoptermalus calandrae*, *Dinarmus basalis* y *Lariophagus distinguendus*. Otras especies parasitoides de escarabajos importantes son *Catolaccus grandis*, que han sido usadas en el control biológico de *Anthonomus grandis*, y *C. hunteri*; ambas parasitan las especies de *A. grandis* y *A. eugeni* (Curculionidae). Unos pocos Pteromalidae parasitan insectos benéficos: *Toxumella albipes* parasita Microgastrinae (Braconidae); *Asaphes* y algunos *Pachyneuron* son hiperparasitoides de áfidos; y especies en seis géneros parasitan Syrphidae predadores de áfidos, y de insectos escama, etc.

Los géneros *Muscidifurax*, *Pachycrepoideus* y *Spalangia* se usan a menudo en el control biológico de moscas (Muscidae) asociadas con excrementos. Otras Pteromalidae parasitan dípteros que son plagas de cosechas (por ejemplo algunos *Halticoptera* parasitan *Liriomyza*, Agromyzidae), aunque en estas situaciones ellas son normalmente de menor importancia que los eulófidos y braconidos. Pteromalidae y Bethyidae son ambos agentes de control biológico importantes de plagas de escarabajos que se encuentran en los almacenajes de granos. Cuatro especies cosmopolitas han sido bien estudiadas en lo que a esto se refiere: *Theocolax elegans*, *Anisoptermalus calandrae*, *Dinarmus basalis* y *Lariophagus distinguendus*. Otras especies parasitoides de escarabajos importantes son *Catolaccus grandis*, que han sido usadas en el control biológico de *Anthonomus grandis*, y *C. hunteri*; ambas parasitan las especies de *A. grandis* y *A. eugeni* (Curculionidae). Unos pocos Pteromalidae parasitan insectos benéficos: *Toxumella albipes* parasita Microgastrinae (Braconidae); *Asaphes* y algunos *Pachyneuron* son hiperparasitoides de áfidos; y especies en seis géneros parasitan Syrphidae predadores de áfidos, y de insectos escama, etc.

Clave para las subfamilias neotropicales de Pteromalidae

- 1 Cuerpo muy alargado, usualmente más de 20 mm de longitud; cabeza con un prominente borde entre la margen interna del ojo y la cavidad de la escroba; pronoto alargado, a manera de cuello (metasoma peciolado, gáster comprimido, de lado a lado; ovipositor proyectado); Figura 68.2 **Leptofoeninae**
- Generalmente menos de 20 mm de longitud; cabeza usualmente sin borde en la margen interna del ojo; pronoto muy pocas veces tan alargado 2
- 2(1) Cabeza y cuerpo dorsoventralmente aplanado, coloración negra brillante, metasoma peciolado; antena insertada en la margen inferior de la cabeza a los lados de la boca (Figura 68.3); antena sin anillo, siete segmentos funiculares y maza no segmentada **Spalangiinae**
- Nunca la combinación de los caracteres de arriba 3
- 3(2) Cabeza con un borde orientado verticalmente o con



Figura 68.2

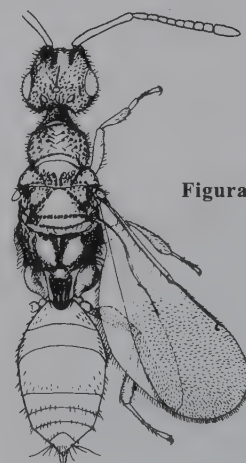


Figura 68.3

Figuras 68.2-68.3: 68.2 *Leptofoenus rufus* LaSalle (Leptofoeninae), parte del cuerpo del macho; 68.3 *Spalangia nigroaenea* Curtis (Spalangiinae), ♀.

dientes entre la base de la antena, forma de la cabeza globosa o parecida a la de una hormiga con gena larga y paralela (Figura 68.4), carena occipital fuerte; cabeza y parte del tórax anterior al propodeo lisa y brillante; cuerpo amarillo a marrón oscuro pero algunas veces con fuertes reflejos metálicos; margen anterior del prosterno recto; en las especies aladas, disco del ala normalmente sin sedas, usualmente con un mechón de sedas en la superficie dorsal del paraestigma (Figura 68.5); venas postmarginal y estigmal muy cortas **Cerocephalinae**

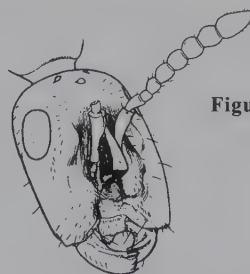


Figura 68.4

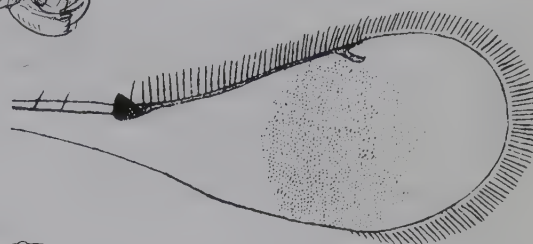


Figura 68.5

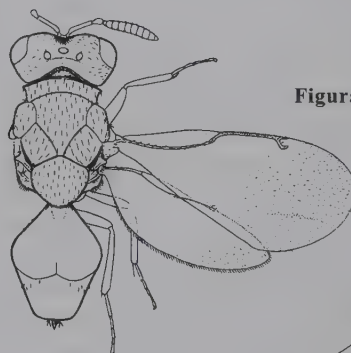


Figura 68.6



Figura 68.7

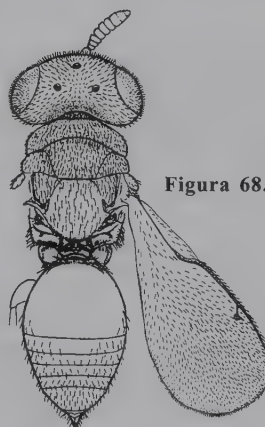


Figura 68.8

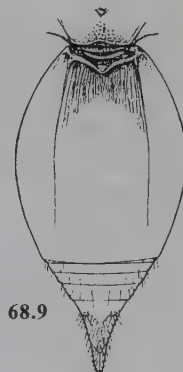


Figura 68.9

Figuras 68.4-68.9: 68.4 *Acerocephala atrocyanea* Gahan (Cerocephalinae), ♀, cabeza; 68.5 *Cerocephala rufa* Westwood (Cerocephalinae), ala anterior; 68.6 *Peckianus laevis* (Provancher) (Eutrichosomatinae), ♀; 68.7 *Dipachystigma* sp. (Colotrechninae), ♀; 68.8 *Herbertia wallacei* Burks (Herbertiinae), ♀; 68.9 *Erotolepsia compacta* Howard (Erotolepsiinae), ♀, metasoma.

- Cabeza sin un borde entre la base de la antena o si en esta área hay un borde, este es la continuación de la proyección triangular de la región dorsal de los tórulos; cabeza usualmente más ancha que larga y la gena converge hacia la boca; cabeza y parte del tórax antes de llegar al propodeo, usualmente con grabados reticulados; cada lado de la margen anterior del prosterno converge hacia adelante encontrándose en la línea media para formar una proyección triangular; alas usualmente con la celda discal cetosa, paraestigma sin un parche de setas densas y vena postmarginal relativamente más larga que la vena marginal 4

4(3) Axilas muy avanzadas en frente del escudelo, Figura 68.6 (en *Dipachystigma*, Colotrechninae, las axilas no están notablemente avanzadas, pero las bases tanto de la vena marginal y la vena estigmal son muy amplias, Figura 68.7) 5

- Axilas no se encuentran avanzadas en frente del escudelo (como en la Figura 68.8) 6

5(4) En el escudelo la mayor parte de la margen anterior se encuentra con la margen posterior de las axilas, éstas tienen los bordes laterales marginados con una carena aguda (Figura 68.6); parte dorsal del tórax usualmente con setas anchas y planas **Eutrichosomatinae**

- Margen anterior del escudelo que se une a las axilas es muy amplia; bordes laterales de las axilas demarcados por surcos longitudinales poco profundos (Figura 68.7); parte dorsal del tórax con pilosidades a manera de sedas **Colotrechninae**

6(4) Primer tergo del gáster muy extenso, cubre al menos la mitad o más de la mitad del gáster y es más ancho antes de la parte posterior (Figuras 68.8, 68.9 y 68.10); en algunos casos tibia y tarsos algunas veces de coloración blanco brillante que contrastan con el fémur de color metálico (ver Herbertiinae); notaulos completos 7

- Primer tergo del gáster usualmente no tan extenso y es más ancho cerca de la parte posterior final; si cubre gran parte del gáster, entonces los notaulos son incompletos 10

7(6) Primer tergo del gáster con una carena basal transversa, desde la cual se extiende una estría longitudinal (Figura

68.9); cabeza con la cavidad escrobal delimitada por una carena fuerte y lisa (*Balrogia*, *Erotolepsia*)

Erotolepsiinae

- Primer tergo del gáster no tan modificado; si la cavidad escrobal está delimitada por bordes, entonces las reticulaciones y grabados son similares a las del resto de la cara

8

8(7) Antena con 4 a 5 segmentos entre el pedicelo y la clava; parte posterior de la cabeza usualmente puntiaguda y con carena en la parte dorsal, los ocelos y los ojos se tocan en la margen (Figura 68.10)

Eunotinae

- Antena con 6 o más segmentos entre el pedicelo y la clava; vértice usualmente redondo más o menos liso en el occipucio (Figura 68.8)

9

9(8) Ápice de la cabeza y/o parte dorsal del tórax con un par de cerdas largas, erectas y oscuras (Figura 68.11); antena con 13 segmentos, incluidos los 7 segmentos funiculares (hembras algunas veces braquípteras, Figura 68.11); antena del macho con frecuencia con setas largas y en espiral (Figura 68.12)

Diparinae

- Cabeza (incluidos los ojos), tórax y alas densamente sedosas (Figura 68.8); antena con menos de 13 segmentos y menos de 7 segmentos funiculares (pedicelo usualmente inconspicuo)

Herbertiinae

10(6) Espiráculos propodeales ubicados aproximadamente a 0.5 de la margen y a lo largo del propodeo (Figura 68.13); mandíbulas bidentadas (longitud del cuerpo 2 mm o menos)

11

- Espiráculos propodeales ubicados cerca de la margen anterior del propodeo; mandíbulas usualmente con más de dos dientes

12

11(10) Gáster sésil; antena con tórulos separados de la fosa oral por una distancia menor a la de su propio diámetro; flagelo de la hembra con 3 anillos y el segmento terminal o clava normal; vena postmarginal más larga que la vena estigmal; hembras sin un distintivo parche de sedas en el paraestigma

Ceinae

- Gáster peciolado; antena con las tórulos separados de la fosa oral por una distancia que equivale a dos veces la de su propio diámetro; flagelo de la hembra con un anillo pequeño y el segmento terminal reducido y cilíndrico; vena postmarginal ausente; en la hembra el paraestigma con un pequeño parche de cerdas erectas y oscuras (coloración del cuerpo marrón-amarillenta con cerdas negras en el vértice, escudo y escutelo)

Nueva subfamilia

12(10) Márgenes internas de los ojos divergen en la cara inferior

13

- Márgenes internas de los ojos paralelas

14

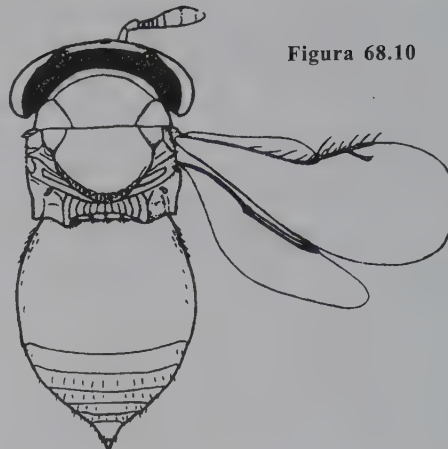


Figura 68.10



Figura 68.11

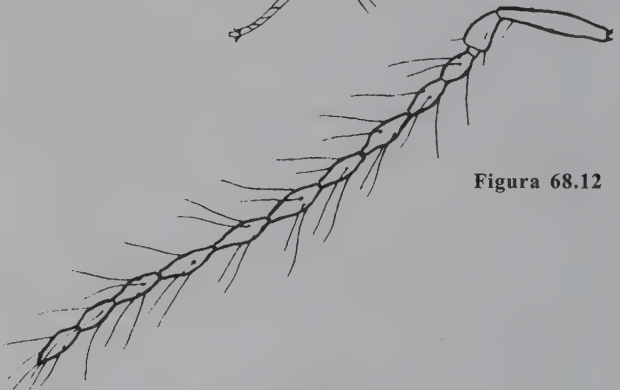


Figura 68.12

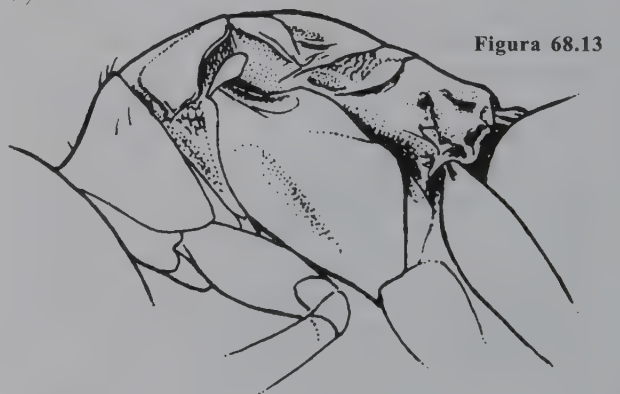


Figura 68.13

Figuras 68.10-68.13: 68.10 *Mesopeltita truncatipennis* (Waterston) (Eunotinae), ♀; 68.11 *Dipara nigriceps* Ashmead (Diparinae), ♀; 68.12 *D. canadensis* Hedqvist (Diparinae), ♂, antena; 68.13 *Spalangiopecta canadensis* Darling (Ceinae), ♀, mesosoma.

13(12) Cuerpo de coloración metálica, o especímenes de más de 7 mm de longitud, o con el fémur anterior o posterior ensanchados; escudelo sin un par de cerdas largas y erectas a lo largo de la margen posterior (muchas especies neotropicales presentan el cuerpo con grabados que consisten en puntos densos; frecuentemente el gáster con un surco longitudinal o con una carena lisa a lo largo del borde dorsolateral); machos con frecuencia son similares a los machos de Eupelmidae **Cleonyminae**

- Coloración del cuerpo no metálica (blanca, amarilla, marrón oscuro, o negro), longitud del cuerpo 6 mm o menos, y el fémur anterior y el posterior siempre delgados; escudelo usualmente con un par de cerdas largas y erectas a lo largo de la margen posterior (especies neotropicales con grabados en el cuerpo débiles, asociadas con agallas de plantas) **Coelocybinae**

Figura 68.14



14(12) Parte posterior de la cabeza con una carena occipital arqueada, que se continua en la parte ventral hasta la margen posterior de la gena, por consiguiente la gena es carenada (Figura 68.14); notaulos completos; antena se inserta por debajo de la margen inferior del ojo; pronoto cuadrado **Asaphinae**

- Margen posterior de la gena redonda; si la cabeza presenta la carena occipital, entonces los notaulos son incompletos **15**



Figura 68.15

15(14) Ojos, escudelo y las alas anteriores completamente con pilosidades densas; pronoto reducido, no visible dorsalmente; notaulos completos **Austroterobiinae**

- Nunca la combinación de los caracteres de arriba **16**

16(15) Coxas posteriores y todo el propodeo cubiertos por pilosidades blancas, erectas y densas (Figura 68.15); cuerpo liso y brillante; antena insertada muy por arriba de la margen inferior del ojo; notaulos completos; ubicación incierta **Erixestus**

- Coxa y propodeo, excepto por la zona lateral al surco espiracular, casi lisos; si la coxa y el propodeo se aproximan a la condición descrita arriba, al menos la parte dorsal del mesosoma presenta grabados reticulados **17**

17(16) Antena con menos de 13 segmentos (teniendo en cuenta la maza como el segmento 3) **18**

- Antena usualmente con 13 segmentos (teniendo en cuenta la maza como el segmento 3) **19**

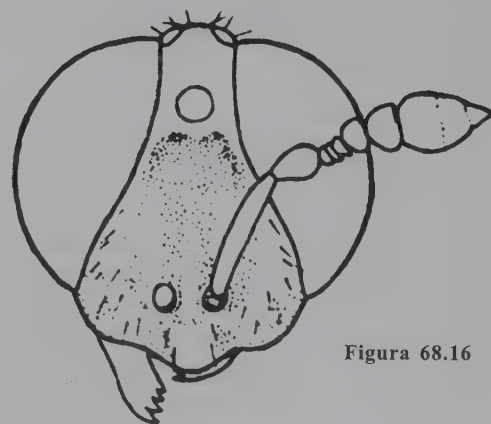


Figura 68.16

18(17) Margen dorsal del clipeo con huecos tentoriales, margen ventral no proyectada; antena con 12 segmentos (2 anillos y 5 segmentos funiculares, el macho de *Bugacia* presenta un anillo y 6 segmentos funiculares); si la antena presenta 11 segmentos (hembra de *Bugacia* con un anillo

Figuras 68.14-68.16: 68.14 *Asaphes vulgaris* Walker (Asaphinae), ♀; 68.15 *Erixestus winnemanus* Crawford (Ormocerinae), mesosoma; 68.16 *Macroglenes penetrans* Kirby (Pireninae), ♂, cabeza y antena.

y 5 segmentos funiculares), entonces el pronoto con una carena transversa **Ormocerinae**

- Margen dorsal del clipeo sin huecos tentoriales, margen ventral convexa y proyectada (Figura 68.16); antena con menos de 12 segmentos; pronoto sin carena transversa (antena insertada por debajo de la parte ventral de la cara) **Pireninae**

19(17) Clípeo con frecuencia cuadrado y bien delineado, con hoyos tentoriales evidentes en la margen dorsal; notaulos usualmente completos; axilas con frecuencia muy juntas una de la otra, en frente del escutelo; antena con un anillo y 7 segmentos funiculares (3 géneros asociados con *Nothofagus*, cuerpo liso), con 4 anillos y 4 segmentos funiculares (*Mayrellus*), o con 2 anillos y 6 segmentos funiculares (género no descrito); coloración del cuerpo principalmente no metálica **Ormocerinae** (Melanosomellini)

- Clípeo usualmente menos cuadrado y no tan bien delimitado; notaulos algunas veces completos pero usualmente incompletos; axilas usualmente bien separadas en frente del escutelo; antena con 2 anillos y 6 segmentos funiculares, o 3 anillos y 5 segmento funiculares **Pteromalinae**

Asaphinae

Comprende 5 géneros y 21 especies descritas: *Asaphes*, es un género cosmopolita (Gibson y Vikberg 1998); *Desantisiana* de Argentina (probablemente no pertenezca a Asaphinae); *Hyperimus*, el cual es principalmente holártico pero se extiende hasta el sur de Guatemala; y dos géneros de Australia. Las especies de *Asaphes* son principalmente ectoparasitoides solitarios Idiobiontes de Braconidae-Aphidiinae. Clave para muchos de los géneros en Bouček y Heydon (1997).

Austroterobiinae

Como actualmente se ha definido, esta subfamilia tan solo contiene un género, *Austroterobia*, y dos especies descritas, una de Australia y otra de la India. Recientemente una especie no descrita de este género ha sido registrada en Costa Rica (Heydon, sin publicar). El género *Erixestus*, actualmente está incluido en la subfamilia Pteromalinae y es probable que pertenezca a esta subfamilia. Las especies de este género son endoparasitoides idiobiontes de huevos de Chrysomelidae.

Ceinae

Esta subfamilia incluye tres géneros y quince especies descritas. Solo *Spalangiopelta* ha sido reportado en el Neotrópico, en Centroamérica (Darling 1991). Las especies de este género rara vez son colectadas y algunas especies con frecuencia se colectan más en hojarasca (como con embudos de Berlese) que por medio de técnicas de colecta tradicional. Clave para las especies de *Spalangiopelta* en Darling (1991).

Cerocephalinae

Esta subfamilia comprende 13 géneros y alrededor de 50 especies descritas a escala mundial, es poco frecuente encontrar representantes de esta subfamilia en las colecciones. Algunas especies no descritas tienen mandíbulas fantásticas y ornamentación cefálica. Nueve de los géneros descritos probablemente se encuentran en la Región Neotropical. Ectoparasitoides idiobiontes de larvas o pupas de Coleoptera, sobre todo de aquellos que viven en la madera. Muy pocos son parasitoides de escarabajos que se encuentran en granos almacenados; por ejemplo, *Theocolax elegans* parasita *Sitophilus oryzae* (Curculionidae). Claves para la mayoría de los géneros en Heqvist (1969).

Cleonyminae

Esta subfamilia comprende a escala mundial 38 géneros y cerca de 260 especies descritas (Gibson 2003), al parecer esta subfamilia está más cercanamente relacionada con ciertos Eupelmidae que con otros Pteromalidae. Presenta seis tribus, de las cuales cinco ocurren en el Neotrópico. Los miembros de la tribu Chalcedectini presentan el fémur posterior ensanchado (como Chalcididae) y las especies de Lyciscini tienen a menudo grabados densos y el metasoma presenta una carena dorso lateral. Las especies de Cleonyminae probablemente son ectoparasitoides idiobiontes, principalmente de larvas de escarabajos que viven en madera en descomposición o en tallos leñosos, aunque algunos parasitan himenópteros que anidan en los tallos. 18 géneros en el Neotrópico, clave en Gibson (2003).

Coelocybinae

Esta subfamilia comprende 15 géneros y aproximadamente 40 especies descritas de los cuales 14 géneros y casi todas

las especies están restringidas a Australia, Nueva Guinea y Nueva Zelanda (Bouček 1988). La fauna neotropical también es bastante grande, aunque hay especies no descritas, por lo menos diez especies en tres géneros así: *Lanthanomyia* y un género sin describir de bosque de *Nothofagus*, y otro género no descrito que está presente en el Neotrópico (Heydon y Hanson, en preparación). Avispas asociadas con agallas.

Colotrechninae

Esta subfamilia comprende 19 géneros y casi 50 especies descritas. Bouček (1988) reconoció cinco tribus, pero solo Colotrechnini es reportada en el Nuevo Mundo. Actualmente seis géneros son conocidos en el Neotrópico: *Bofuria*, *Bomburia*, *Colotrechnus*, *Dipachystigma*, *Dvalinia*, y *Podivna*. Sin embargo, muchas de las especies normalmente colectadas pertenecen a un género no descrito. *Bomburia* y *Dipachystigma* han sido criadas de Scolytidae (Coleoptera), mientras *Colotrechnus* ha sido criada de Agromyzidae y Tephritidae (Diptera) [Clave para muchos de los géneros descritos en Hedqvist 1978, y Bouček y Heydon 1997].

Diparinae

De distribución mundial. Hay 30 géneros y más de 100 especies descritas de Diparinae, pero el número real de especies es mucho más elevado del que se ha reportado y es muy diverso en las regiones subtropicales y tropicales. Actualmente Christopher Desjardins está realizando la revisión mundial de los géneros. Además, hay por lo menos un género no descrito y cuatro géneros son conocidos para el Neotrópico (C. Desjardins, comunicación personal): *Dipara*, *Lelaps*, *Netomocera*, y *Parurios*. Las hembras de *Dipara* y algunas especies caribeñas de *Lelaps* son los braquípteros, y la antena de los machos de estos dos géneros presentan cetos largas y en espiral. *Lelaps* es uno de los géneros más diversos y espectaculares de Pteromalidae reportados en el Neotrópico. Los hospederos de Diparinae son desconocidos salvo por una especie de *Parurios* de la India que se crió a partir de una larva de Curculionidae (Bouček 1988). Clave para la mayoría de los géneros en Bouček y Heydon (1997).

Erotolepsiinae

Esta subfamilia contiene cuatro especies descritas, cada una de las cuales está contenida en cuatro géneros: dos géneros australianos y dos géneros tropicales, *Balrogia* (Brasil), y *Erotolepsia* (Neotrópico). Este último ha sido criado de Stratiomyidae, pero no se conoce nada más sobre la biología de esta subfamilia.

Eunotinae

Los 22 géneros y 80 especies descritas de Eunotinae son clasificados en cuatro tribus todas ellas presentes en el Neotrópico. Eunotini e Idioporini tienen el escudelo muy grande el cual está cubierto uniformemente con pilosidades cortas, pero Idioporini tiene el tarso con cuatro segmentos (inusual en Pteromalidae) y la clava de la antena con cuatro segmentos (raro entre Chalcidoidea).

La mayoría de Moranilini presentan cerdas pareadas en el tórax, mientras que Tomocerodini se caracteriza por tener el gáster cubierto por dos tergos en lugar de uno. Hay alguna evidencia que sugiere una relación entre Eunotinae y Eriaporinae, una subfamilia dudosamente ubicada en Apelinidae (LaSalle *et al.* 1997).

Las especies de Eunotinae son principalmente predadoras de huevos o parasitoides de Coccoidea y Aleyrodidae, aunque se ha reportado que parasitan también Psylloidea y Aphidoidea; muchos son parasitoides gregarios y algunos son hiperparasitoides facultativos. Clave para la mayoría de los géneros en Bouček y Heydon (1997).

Eutrichosomatinae

Esta pequeña subfamilia comprende tan solo tres géneros y cuatro especies descritas: dos géneros del Nuevo Mundo y un género australiano. Los especímenes de *Eutrichosoma* —que se caracterizan por presentar la vena marginal escasamente más larga que la vena estigmal—, se ha criado de larvas de gorgojo (Coleoptera: Curculionidae) y *Peckianus* —caracterizada por presentar vena marginal más larga que la vena estigmal—, se ha criado de vainas del frijol que

contienen gorgojo del género *Apion*. Clave para los géneros en Bouček y Heydon (1997).

En esta subfamilia se incluye Miscogastrinae, que es considerada por Bouček (1988) como una subfamilia separada. De esta manera, se define Pteromalinae con 350 géneros (60% del total) y más de 2.350 especies descritas (68% del total). Las dificultades taxonómicas de esta subfamilia aún permanecen sin resolver; Pteromalinae es una agregación de géneros que no encajan en otra parte. Es más, la fauna del Neotrópico es pobremente conocida. La mayoría de los géneros de «miscogastrinos» (si no todos) parasitan larvas de dípteros que se alimentan en tejidos de plantas y muchos son endoparasitoides cenobiontes. La mayoría de los otros Pteromalinae que han sido estudiados, al parecer son ectoparasitoides idiobiontes, pero el rango de hospederos es extremadamente amplio. Alrededor de 90 géneros descritos y varios géneros sin describir. Clave para la mayoría de los géneros descritos en Bouček y Heydon (1997).

Herbertiinae

Esta subfamilia contiene tan solo un género, *Herbertia*, de distribución cosmopolita. Son parasitoides de minadores de hojas Agromyzidae (Diptera), especialmente de plantas monocotiledóneas. Clave para las especies en Burks (1959).

Leptofoeninae

Esta subfamilia comprende simplemente dos géneros y siete especies descritas: un género australiano y *Leptofoenus* del Neotrópico. Las especies de *Leptofoenus*, que están entre las de mayor tamaño de Chalcidoidea (generalmente la longitud del cuerpo excede 12.0 mm), se restringen a sitios de tierras bajas; clave para las especies en LaSalle y Stage (1985). La biología es desconocida, pero su forma y tamaño sugieren que pueden ser parasitoides de escarabajos que viven en la madera.

Ormocerinae

Para la definición de esta subfamilia se requiere de más investigación. La subfamilia actualmente comprende 40 géneros y 170 especies descritas, la mayoría de ellas pertenecen a Melanosomellini, una tribu principalmente presente en el Hemisferio Sur. En el Neotrópico esta tribu comprende tres géneros asociados con *Nothofagus* (Nothofagaceae) (De Santis *et al.* 1993), *Mayrellus* (qué puede o no pertenecer

a esta tribu), y por lo menos tres géneros aún sin describir.

Hasta donde se conoce, todos los Ormocerinae del Neotrópico están asociados con las agallas de las plantas. Entre aquéllos asociados con las agallas en *Nothofagus*, la evidencia preliminar sugiere que *Aditrochus* puede ser formador de agallas, pero las agallas de las cuales emerge *Espinosa* al parecer son formadas por Cecidomyiidae (Hanson, sin publicar).

Otros géneros de Ormocerinae han sido ubicados en otras tribus, y se piensa que la mayoría de estas especies son ectoparasitoides de Cecidomyiidae (u otros insectos en las agallas de Cecidomyiidae). Claves para los géneros en Bouček y Heydon (1997), y clave para 3 géneros asociados con *Nothofagus* en Bouček (1988).

Pireninae

Esta subfamilia comprende 18 géneros y alrededor de 200 especies descritas mundialmente. Algunas especies presentan tamaños que dentro de los Pteromalidae son las más pequeñas.

Morfológicamente ellas están más cercanas a ciertos géneros de Pteromalinae (algunos de aquéllos previamente ubicados en Miscogasterinae) pero se caracteriza por una reducción en el número de segmentos antenales.

Dos géneros cosmopolitas se reportan en el Neotrópico, *Gastrancistrus* y *Macroglenes*; ambos son endoparasitoides cenobiontes de Cecidomyiidae (Diptera). Claves para los géneros en Bouček y Heydon (1997).

Pteromalinae

En esta subfamilia se incluye Miscogastrinae que es considerada por Bouček (1988) como una subfamilia separada. De esta manera se define Pteromalinae con 350 géneros (60% del total) y más de 2.350 especies descritas (68% del total). Las dificultades taxonómicas de esta subfamilia aún permanecen sin resolver; Pteromalinae es una agregación de géneros que no encajan en otra parte. Es más, la fauna del Neotrópico es pobremente conocida.

La mayoría (si no todos) los géneros de «miscogastrinos» parasitan larvas de dípteros que se alimentan en tejidos de plantas y muchos son endoparasitoides cenobiontes. La mayoría de otros Pteromalinae que han sido estudiados, al parecer son ectoparasitoides idiobiontes, pero el rango de hospederos es extremadamente amplio. Hay alrededor de 90 géneros descritos y varios géneros sin describir. Clave para la mayoría de los géneros descritos en Bouček y Heydon (1997).

Spalangiinae

Esta subfamilia comprende dos géneros y aproximadamente 50 especies: *Paraspalangia*, con una sola especie que ha sido colectada en algas intermareales en México occidental,

y *Spalangia*, de distribución cosmopolita (Bouček 1963). Ellas son solitarias, ectoparasitoides idiobiontes de pupas de moscas (dentro de la pupa), especialmente de Muscidae, Calliphoridae y Sarcophagidae que se presentan en excremento, carroña, etc. Se sabe de algunas especies que también atacan pupas de Chloropidae y Drosophilidae.

Literatura citada

- Bouček, Z. 1963. A taxonomic study in *Spalangia* Latr. (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 35:429-512.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford, UK.
- Bouček, Z. y S. Heydon. 1997. Chapter 17. Pteromalidae, pp. 541-692, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. National Research Council of Canada, Ottawa.
- Burks, B. D. 1959. The species of the genus *Herbertia* Howard (Hymenoptera: Pteromalidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 61:249-255.
- Darling, D. C. 1991. Revision of the world species of *Spalangiopelta* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae: Ceinae). *Royal Ontario Museum, Life Sciences Contributions* 155:1-43.
- De Santis, L., P. Fidalgo y S. Ovruski. 1993. Himenópteros parasitoides de los géneros *Aditrochus* Ruebsaamen y *Espinosa* Gahan (Insecta, Hymenoptera, Pteromalidae) asociados a agallas en *Nothofagus* (Fagaceae) del sur de Argentina y Chile. *Acta Entomológica Chilena* 18:133-146.
- Dzhanokmen, K. A. 1990. Trophic links of parasitic Hymenoptera of the family Pteromalidae (Chalcidoidea). *Entomologicheskoe Obozrenie* 69:764-781 [en ruso; traducción al inglés en *Entomological Review* 70(5):45-66].
- Gibson, G. A. P. 2003. Phylogenetics and classification of Cleonyminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Memoirs on Entomology, International* 16:1-339.
- Gibson, G. A. P. y V. Vikberg. 1998. The species of *Asaphes* Walker from America north of Mexico, with remarks on extralimital distributions and taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea, Pteromalidae). *Journal of Hymenoptera Research* 7:209-256.
- Hedqvist, K. J. 1969. Notes on Cerocephalini with descriptions of new genera and species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71:449-467.
- Hedqvist, K. J. 1978. A new subfamily and two new genera and species from the New World (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Entomologica Scandinavica* 9:135-139.
- LaSalle, J. y G. I. Stage. 1985. The chalcidoid genus *Leptofoenus* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Systematic Entomology* 10:285-298.
- LaSalle, J., A. Polaszek, J. S. Noyes y G. Zolnerowich. 1997. A new whitefly parasitoid (Hymenoptera: Pteromalidae: Eunotinae), with comments on its placement, and implications for classification of Chalcidoidea with particular reference to the Eriaporinae (Hymenoptera: Aphelinidae). *Systematic Entomology* 22:131-150.
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001*. 2nd ed. CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.

CAPÍTULO 69

Familia Agaonidae

J. Y. Rasplus y L. Soldati

Diagnosis

Tal como ha sido reconocida, la familia probablemente no representa un grupo monofilético. La Figura 69.0 es el habitus de uno de los varios grupos incluidos en esta familia. Véanse más abajo las discusiones y diagnónisis por cada subfamilia.

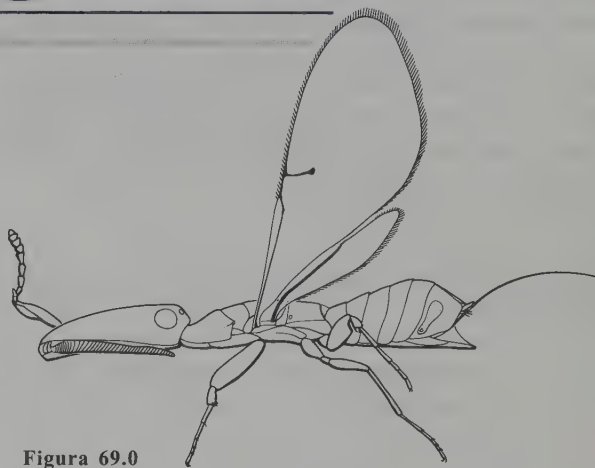


Figura 69.0

Taxonomía y filogenia

Los límites de la familia son inestables y los grupos incluidos dentro de Agaonidae varían de tiempo en tiempo y de autor a autor, sin algún análisis riguroso. Inicialmente se interpretaron como las únicas avispas polinizadoras, con un concepto de familia bastante estable (Wiebes 1977, 1982) hasta que Bouček (1988) lo expandió hasta incluir la mayoría de grupos asociados con las inflorescencias del *Ficus*. Bouček incluyó dentro de Agaonidae cinco subfamilias de avispas de los higos no polinizadoras, tres de las cuales están distribuidas alrededor del mundo (Sycophaginae, Sycoryctinae y Otitesellinae), una es paleotropical (subsecuentemente introducida en la Región Neotropical con algunos árboles ornamentales de higos, Epichrysomallinae) y la última confinada a los trópicos del Viejo Mundo (Sycocinae). Sin embargo, la estructura de los tergos metasomales (Mt) 8 y 9 difieren notablemente entre las diferentes subfamilias (Grissell 1995). En Sycophaginae Mt8 y Mt9 están separados (Mt8 exhibe un margen posterior invaginado y Mt9 es un apéndice articulado a manera de alerón) mientras en todos los otros agaónidos no sycofaginos, Mt8 y Mt9 están fusionados (Grissell 1995). Quicke *et al.* (1994) también muestran que la morfología del ovipositor es muy divergente entre Agaoninae, Epichrysomallinae y Sycophaginae.

Estudios moleculares avanzados y reanálisis de las estructuras del puente postgenal (Machado *et al.* 1996; Rasplus *et al.* 1998) rechazan la clasificación adoptada por Bouček (1988) en la que se restringe el concepto de familia solo a los polinizadores. Sycocinae, Otitesellinae y Sycoryctinae fueron asignadas a Pteromalidae, un resultado confirmado por un análisis molecular de los Chalcidoidea hecho por Campbell *et al.* (2000) que claramente demuestra una fuerte agrupación de *Seres* (Sycocinae), *Aepocerus* (Otitesellinae) y otros Pteromalidae. Sin embargo, dos de las subfamilias de avispas de los higos permanecen sin clasificar (Epichrysomallinae y Sycophaginae), por esta razón seguimos adoptando la clasificación de Bouček (1988) en este capítulo.

No existe ningún análisis filogenético real para las relaciones entre las subfamilias de Agaonidae, o de esta familia, con Tormidae y Pteromalidae. Esto se debe en mayor parte a dificultades para analizar caracteres morfológicos, polarizar diferentes estados de carácter observados y desenmarañar las abundantes convergencias inducidas por la fuerte interacción entre plantas e insectos (Kjellberg *et al.* 2001; Van Noort y Compton 1996). Sin embargo, tal estudio constituiría un reto excitante para iluminar el origen del más sobresaliente caso de mutualismo planta-insecto (Agaonidae-higo) y ayudar a reconstruir las relaciones de las familias dentro de Chalcidoidea.

Las avispas de los higos de la Región Neotropical han recibido relativamente poca atención de los taxónomos. Los primeros trabajos sobre las avispas de los higos en el Neotrópico se remontan al siglo XIX (Mayr 1886; Müller 1886a, b, c, d). Subsecuentes contribuciones entre 1919 y 1992, por Grandi (1921, 1922, 1930, 1955), Ramírez (1969, 1970a, b, 1974, 1978, 1991) y Wiebes (1966, 1967, 1974, 1977, 1980, 1982, 1995), tratan casi exclusivamente las especies polinizadoras. Los agaónidos no polinizadores están siendo recientemente estudiados y solo en forma parcial (Gordh 1975). Los calcídidos neotropicales asociados con los higos son objeto de una excelente revisión por Bouček (1993); la clave presentada aquí se inspira considerablemente en esa publicación.

Biología, diversidad y distribución

Las avispas agaónidas están exclusivamente asociadas con una sola (muy raramente más de una) de las casi 750 especies de *Ficus* (Moraceae) (Anstett *et al.* 1997; Bronstein 1989; Cook y Rasplus 2003; Janzen 1979; Weiblen 2002). Todas las avispas agaónidas se desarrollan a partir de dietas colocadas dentro de un receptáculo cerrado (embriones de higo, agallas en los ovarios de higo, raramente tejido de la pared del higo).

Las historias de vida de estas diminutas avispas son extremadamente diversificadas y difieren de grupo a grupo

(ver las diferentes secciones para cada subfamilia más adelante), pero parecen bastante estables dentro de la subfamilia. Muy poco se conoce acerca de la biología de estas avispas, y la mayor parte de este conocimiento se basa en una de las dos especies mejor estudiadas; esto se generaliza a las demás.

Se conocen cerca de 150 especies de árboles de higos para el Neotrópico, la mayoría de ellas endémicas, y hay unas 10 introducidas recientemente por el hombre. Las especies endémicas pertenecen exclusivamente a dos subgéneros y secciones: *Pharmacosycea* sección *Pharmacosycea* y *Urostigma* sección *Americana*, con 20 y 120 especies respectivamente (Berg 1989, 1992; Berg *et al.* 1984). Unas 5 o 6 especies de agaónidos (*Agaonidae s. l.*) están asociadas específicamente con cada una de las 140 especies de *Ficus* (Bronstein 1991; Pereira *et al.* 2000; West *et al.* 1996). Esta observación nos conduce a estimar la fauna total de las avispas agaónidas neotropicales en 700 a 850 especies, de las cuales solamente 101 están descritas (12-14%).

La fauna neotropical es endémica y a excepción de los géneros introducidos en la región con sus plantas hospederas, ninguno de los géneros neotropicales se encuentra en otro lugar. Cinco de las seis subfamilias de avispas de los higos se encuentran en el Neotrópico (Agaoninae, Sycophaginae, Sycoryctinae, Otitesellinae y Epichrysomallinae); la mayoría de estos grupos contienen géneros neotropicales y algunos introducidos (Cuadro 69.1).

Subfamilia Agaoninae

Diagnosis

Cuerpo de macho y hembra sin lustro metálico, brillante y liso, o como máximo con micropuntuación esparcida o alutácea; cabeza prognata; antena insertada cerca de la cavidad oral; pronoto subigual en longitud o más largo que el mesoscuto, o con margen posterior variadamente incurvada o emarginada; protibia y metatibia mucho más corta y usualmente mucho menos masiva que el respectivo fémur; lo más fre-

cuenta es que sea triangular, con 2 o más espinas gruesas o denticulos en posición apical.

Hembra completamente alada; venación del ala anterior algunas veces reducida a una vena submarginal, aunque usualmente completa y entonces con una vena marginal relativamente corta, con vena estigmal virtualmente en ángulo recto con la vena marginal y en general relativamente larga (vena estigmal frecuentemente subigual en longitud a la vena marginal); cabeza aplanada o, más o menos, como una cuña en vista lateral, por lo general parcialmente membranosa sobre

Cuadro 69.1 Géneros de Agaonidae en la Región Neotropical. Entre paréntesis el número de especies válidas descritas en el Neotrópico.

Subfamilias	Géneros neotropicales	Géneros introducidos
Agaoninae	<i>Pegoscapus</i> (46), <i>Tetrapus</i> (5)	<i>Blastophaga</i> (1), <i>Eupristina</i> (3), <i>Pleistodontes</i> (1)
Sycophaginae	<i>Anidarnes</i> (3), <i>Idarnes</i> (20)	
Sycoryctinae	<i>Critogaster</i> (6)	<i>Philotrypesis</i> (1), <i>Sycoscapter</i> (1)
Otitesellinae	<i>Aepocerus</i> (12), <i>Heterandrium</i> (9)	<i>Walkerella</i> (2), <i>Micranisa</i> (1)
Epichrysomallinae		<i>Odontoffroggata</i> (2), <i>Josephiella</i> (1)

los tórulos (en ese caso cabeza con frecuencia medialmente colapsada en especímenes que se secan al aire); mandíbulas con un apéndice dentado o serrado ventralmente, o con un apéndice lamelar surcado y fusionado en la base; escapo robusto y frecuentemente comprimido, y/o con una o más superficies anguladas; primeros flagelómeros diferentes a un anillo, con frecuencia proyectados en una espina o apéndice; complejo escudelar-axilar con surco axilular recto o incurvado (surco algunas veces muy fino, raramente obsoleto); el escudelo, por consiguiente, tiene forma usualmente de cuadrado, más o menos como un vidrio de reloj y con axilula lateral grande entre el escudelo y la axila; metasoma muy ampliamente unido al mesosoma; tergo metasomal 7 (tergo con espiráculo) con margen posterior por lo general claramente emarginada y membranosa en la parte media, algunas veces con espiráculo conspicuamente grande y/o más o menos ovoide; tergo 8 enteramente membranoso o reducido a un alerón esclerotizado entre cercos parecidos a una pinza (usualmente la estructura exacta está escondida o es difícil de apreciar en especímenes secados al aire, pero parecen originarse de la margen posterior del tergo 7, o cercos y tergo 8 separados del tergo 7 por membrana); vainas del ovipositor salidas, usualmente largas y con frecuencia parcialmente enrolladas.

Macho sin alas, amarillento, con cuerpo modificado, ojos muy pequeños o vestigiales; ocelos ausentes; antena con 2 a 6 flagelómeros; tibia gruesa, con espinas, metasoma largo, con segmentos posteriores 4 o 5 tubularmente prolongados y ahusados apicalmente (plegados como telescopio), normalmente recurvado bajo el mesosoma en forma de U.

Taxonomía

Se han descrito veinte géneros y cerca de 400 especies de Agaoninae. Quedan más de la mitad de las especies existentes por describir. La subfamilia está actualmente dividida en dos tribus, Agaonini y Blastophagini, que necesitan una profunda revisión. Algunos géneros están imprecisamente caracterizados y, por ejemplo, las hembras de *Pegoscapus* y *Eupristina* son muy difíciles de reconocer únicamente con base en su morfología.

Filogenia

La subfamilia, como se define actualmente, es monofilética sin duda (Gibson 1993; Gibson *et al.* 1999) y se han propuesto al menos 2 fuertes sinapomorfias: (1) la presencia de un apéndice mandibular, (2) metasoma telescópico de los machos (Bouček 1988). Otros dos caracteres se han propuesto como sinapomorfias pero están ausentes en algunas especies: (1) tercer segmento antenal transformado y (2) cabeza acanalada.

Agaoninae es la subfamilia estudiada en la mayoría de los análisis filogenéticos. Wiebes (1982) proporciona una primera hipótesis de relaciones filogenéticas de los géneros. Su análisis se basa en 21 caracteres morfológicos, la mayoría de ellos fuertemente inestables y probablemente sujetos a una selección direccional ligada con la forma del ostiolo u otras características vegetales. La conclusión general es pobre y divide la subfamilia en dos grupos con base en la forma de los apéndices mandibulares y del escapo. *Tetrapus* es basal dentro del grupo «agaonino» mientras que *Pegoscapus* pertenece a los «blastofaginos» cercano a *Eupristina*. Machado *et al.* (2001) proporcionan la primera filogenia de la subfamilia. Usando dos fósiles conocidos de *Tetrapus* y *Pegoscapus* (Brues 1910; Poinar 1993) y la presente distribución de la subfamilia, se estima que el tiempo de divergencia entre géneros polinizadores se remonta a un origen en el Cretáceo tardío y su subsiguiente dispersión durante la disgregación de Gondwana; *Tetrapus* es basal con respecto a todos los demás géneros polinizadores y *Pegoscapus* se agrupa con todos los otros géneros polinizadores asociados con *Ficus*, subgénero *Urostigma*.

Biología

Cada una de las especies de *Ficus* es polinizada por una o dos especies de avispa agaoninas (Molbo *et al.* 2003; Rasplus 1996). Las avispa agaoninas son atraídas a los higos receptivos (Gibernau *et al.* 1997; Hossaert-McKey *et al.* 1994; Van Noort *et al.* 1989; Ware *et al.* 1993) y entran a través del ostiolo. Una vez dentro, la avispa prueba las flores, depositando un huevo justo al lado del óvulo en la flor adecuada (Jousselin *et al.* 2001) y poliniza activamente o no. La hembra muere y los huevos depositados eclosionan; cada larva se desarrolla a expensas de un solo óvulo transformado en una agalla del tamaño de una semilla. Pocas semanas después, los machos emergen primero, buscan las agallas que contienen hembras, abren el orificio de apareamiento en la agalla y se aparean con la hembra. Las hembras se cargan de polen, activa o pasivamente. Al mismo tiempo, los machos cavan un orificio de salida del higo a través del cual las hembras abandonan el mismo. Las hembras se dispersan en una gran distancia y buscan nuevos higos. Una avispa hembra puede controlar el sexo de su prole.

Las avispa agaonidas se reproducen bajo condiciones locales de competencia por apareamiento (Hamilton 1967), lo cual asegura el cruce entre individuos nacidos dentro de el higo, fuertes lazos entre ellos. Por tanto, si solamente una avispa hembra entra al higo, esta produce mayormente hermanas y suficientes hermanos para fertilizarlas. En contraste, cuando muchas hembras entran en un higo, deberán producir tantos hermanos como hermanas, a tal grado que la situación estará muy cercana a la panmixis. Las hembras son seleccionadas para producir crecientes proporciones de machos con crecientes cantidades de fundadoras (Herre 1985; Herre *et al.* 1997).

Identificación

Wiebes (1995) presenta una clave para las especies de *Tetrapus* y *Pegoscapus*.

Importancia económica

Ficus carica fue cultivada en el antiguo Egipto cerca del 4.000 A. C. y aún en el presente es de importancia económica en la mayoría de los países mediterráneos. Subsecuentemente las especies fueron introducidas en otros países del mundo con climas mediterráneos, donde pueden tener importancia económica.

Para producir fruto, algunas variedades no requieren polinización por *Blastophaga psenes*, pero otras si (como

Smyrna). Cerca de 1.300 especies de vertebrados en el mundo dependen, al menos en parte, de los recursos del higo (Shanahan *et al.* 2001), y varias especies están fuertemente asociadas con *Ficus* en los trópicos (August 1981; Estrada y Coates-Estrada 1984; Fleming 1973; Ragusa-Netto 2002).

El diseño del higo, el ciclo de fructificación anual, la sincronía intra-corona, el contenido de nutrientes y la diversidad de presentación de los higos, son características importantes que facilitan el consumo por parte de frugívoros.

Consecuentemente, los higos son considerados recurso clave para las comunidades de frugívoros y el género *Ficus* es la planta más importante para los grupos tropicales. En tal sentido, el mutualismo *Ficus*-Agaoninae puede ser considerado de gran importancia económica pues mantiene la diversidad de vertebrados y artrópodos estrictamente asociados con *Ficus* (Basset *et al.* 1997) y contribuye también a sostener la diversidad en los bosques tropicales.

Subfamilia Sycophaginae

Diagnosis

Hembra con alas bien desarrolladas, con o sin lustro metálico, usualmente con esculturaciones distintivas; cabeza en vista lateral hipognata y oval a lenticular, antena con 1 o 2 flagelómeros basales como anillos, con 6 flagelómeros simples, y con maza de 3 flagelómeros; complejo escudelar-axilar con surco axilular recto o incurvado y surco frenal transversal, el escudelo por consiguiente es usualmente de cuadrado a más o menos con forma de vidrio de reloj, con axilula oval a subtriangular entre el escudelo y la axila; ala anterior con vena marginal relativamente corta (un tercio o menos de la longitud de la celda costal) que usualmente es subigual en longitud o más corta que la vena estigmal, y con vena posmarginal ausente a más larga que la vena estigmal; metacoxa casi tan larga como la altura del mesotórax; metasoma mayormente sésil; espiráculo metasomal no agrandado; tergo 8 con una incisión profunda en la margen posterior, con un pequeño alerón medial esclerotizado en forma de uña (epipigio) y con cercos como estaquitas desde el interior de la membrana sobre cada lado del epipigio; valvas del ovipositor largas.

Macho de los grupos *Anidarnes* e *Idarnes incerta* con alas bien desarrolladas; machos de otros *Idarnes* ápteros. Machos sin alas amarillos a marrones, lisos y brillantes; antena insertada adyacente a la cavidad oral, con frecuencia sobre la porción anterior subdividida de la cabeza; escapo comprimido y flagelo con 2 o 3 flagelómeros; cabeza y cuerpo aplanados (como un listón); metasoma relativamente largo, con lados subparalelos; tibias hinchadas, con espinas; espiráculo metasomal usualmente largo.

Taxonomía

Por un tiempo esta subfamilia fue considerada la única subfamilia o tribu incluyendo todas las avispa de los higos no polinizadoras; sin embargo, los límites de la subfamilia han sido frecuentemente cambiados. Desde Ashmead (1904) a Grandi (1955), Sycophaginae es incluida en Torymidae y llamada Idarninae. Joseph (1964) reduce Sycophagini a Sycoecinae más *Sycophaga*, y ubica los verdaderos Sycophaginae en Idarnini. Wiebes (1966) limita y clasifica los Sycophaginae dentro de la familia Torymidae. Este autor excluye los géneros de Sycoecinae y los limita a *Sycophaga*, *Idarnes*, *Eukoebelea* y *Parakoebelea*.

Bouček *et al.* (1981) los eleva al rango de subfamilia y los divide en dos tribus, denominadas Apocryptini (con un solo género, *Apocrypta*) y Sycophagini. Bouček (1988) los considera como una subfamilia de Agaonidae y excluye el género *Apocrypta* que pertenecía a Sycoryctinae. La subfamilia contiene 55 especies descritas, clasificadas en 6 géneros descritos, más 2 géneros orientales aún no descritos. Sólo dos géneros son nativos del Neotrópico: *Idarnes* y *Anidarnes* (Bouček 1993).

Filogenia

Sycophaginae es monofilético y relativamente bien definido. Dos apomorfias han sido propuestas para definir la subfamilia: (1) la forma de los tergos metasomales 8 y 9, (2) la presencia de surco axilular, pero este carácter se presenta en otros géneros calcidoideos. No se ha realizado ningún tratamiento filogenético de la subfamilia.

Biología

En el Neotrópico las especies de Sycophaginae están estrictamente asociadas con los higos *Urostigma*, todas las demás citaciones son dudosas. La mayoría de los Sycophaginae provocan agallas dentro de las flores (Godfray 1988; Kerdelhué y Rasplus 1996) y pueden desarrollarse en frutos no polinizados (como *Idarnes*). Todos los sycophaginos neotropicales ovipositan desde la parte externa de los higos.

Especies del género *Idarnes* muestran dos tiempos de oviposición diferentes en los higos que corresponden a dos grupos morfológicamente diferentes (grupos de especies *carne* e *incerta*). Los *Idarnes* del grupo *incerta* ovipositan mucho antes de la polinización y producen camadas pequeñas. Los machos son alados y copulan con las hembras dentro y fuera de los higos. Se ha mostrado que la falta de alas aumenta con el tamaño de la camada (Cook *et al.* 1997). Las agallas hechas por estas avisas se proyectan dentro de la cavidad del receptáculo.

El grupo de especies *carne* (incluyendo *flavicollis*) tiene machos ápteros y hembras con ovipositor relativamente largo. Especies de este grupo utilizan los mismos canales de atracción que los polinizadores (Bronstein 1991), ovipositan en el mismo estado de desarrollo del fruto que las avisas polinizadoras y producen camadas grandes (West y Herre 1994; West *et al.* 1996). Estas avisas utilizan el

mismo conjunto de flores, y consecuentemente hay un efecto negativo sobre la producción de avisas polinizadoras. Adicionalmente, se ha mostrado que las especies de *Idarnes* se presentan en números significativamente más grandes en higos no polinizados (Bronstein 1991) y preferencialmente se desarrollan en flores que no contienen larvas polinizadoras (West *et al.* 1996).

Los machos emergen primero de sus agallas y pelean con otros machos de la misma especie para aparearse con las hembras (Hamilton 1979); son incapaces de masticar un túnel de salida en la pared del higo, y consecuentemente dependen del comportamiento de los polinizadores para escapar del mismo.

La historia natural de *Anidarnes* ha sido estudiada recientemente (Bronstein 1999). Estas avisas pueden ovipositar mucho antes de la polinización, de la misma forma que los *Idarnes* (*incerta*). *Anidarnes bicolor* (Ashmead) induce grandes agallas en la pared interna de los higos y su progenie se alimenta del tejido estéril.

Identificación

La única clave para las especies de *Idarnes* es una contribución de Gordh (1975) y el género espera revisión. Bouček (1993) diseña una clave para las especies de *Anidarnes*.

Subfamilia Sycoryctinae

Diagnosis

Hembra con alas bien desarrolladas, amarillenta a negra, con o sin lustro metálico o escultura distinguible; vena estigmal distinguible a muy larga, en ángulo obtuso con respecto a la vena marginal; vena posmarginal relativamente larga, y con frecuencia, junto con la marginal claramente más largas que la vena estigmal; tergo metasomal 8 ó 7 y 8, conspicuamente alargado, tubularmente (como una cola) protruido sobre las hojas del ovipositor (con frecuencia las hojas del ovipositor aparecen como fusionadas a lo largo de la línea media); tergo 8 sin epipigio; cercos ausentes o como botones; esterno metasomal formando un vientre relativamente plano o, como muchos de los taxones del Nuevo Mundo, con esterno anterior ventralmente proyectado como un surco (variadamente profundo) y entonces metacoxa y metafémur más conspicuamente alargados y delgados, subcilíndricos.

Macho con alas bien desarrolladas a áptero; antena con 6-11 flagelómeros; pronoto cuadrado a rectangular; machos con alas bien desarrolladas con vena estigmal relativamente

larga y en ángulo claramente obtuso con respecto a la vena marginal, con venas marginal y posmarginal relativamente largas, más largas que la vena estigmal; machos subápteros a ápteros con antena insertada cerca de la cavidad oral, los tórulos usualmente subcontiguos o al menos más cercanos entre si que a los ojos; las tibias hinchadas, con espinas; el metasoma relativamente pequeño, ahusado posteriormente en un ángulo agudo, y el espiráculo metasomal pequeño e inmodificado.

Taxonomía

La subfamilia, como se define aquí, requiere revisión a nivel genérico. Todos los géneros cercanos a *Sycoscapter* fueron sinonimizados bajo ese nombre por Bouček (1993), pero necesitan un mayor examen para concluir definitivamente sobre su estatus. La monofilia de la subfamilia es aún objeto de debate y ningún análisis filogenético se ha hecho. *Apo-crypta* y *Critogaster* pueden pertenecer a diferentes linajes de «pteromaloides» los cuales colonizan independiente-

mente los *Ficus* en diferentes partes del mundo, y exhiben semejanzas morfológicas debido a las convergencias. La subfamilia contiene 8 géneros (algunos de ellos muy probablemente sinónimos) con cerca de 170 especies descritas y muchas por describir. La mayoría de los géneros en el mundo esperan revisión.

Varias especies de Sycoryctinae pueden desarrollarse en higos y no siempre los sexos pueden ser asociados fácilmente. Por tanto, las observaciones de apareamiento son importantes para asociar los diferentes sexos de las mismas especies. Una forma consiste en presentar hembras vírgenes a los machos que aún andan dentro de un higo (sosteniendo el ovipositor de la hembra con pinzas) hasta que el macho copule. Entonces el macho y la hembra se preparan juntos o con la misma etiqueta en una colección.

Biología

Todas las especies de Sycoryctinae exhiben ovipositores largos a extralargos, ovipositan desde fuera del higo y exhiben comportamientos fascinantes dependientes de la morfología del ovipositor (Wiebes 1966). Sin embargo, la biología de Sycoryctinae se conoce con poca precisión. Las especies de *Philotrypesis* ovipositan en ovarios previamente transformados en agallas mediante la aplicación de veneno y que contienen los huevos del polinizador (Joseph 1958). Las larvas de *Philotrypesis* matan al polinizador y se alimentan sobre la semilla que ha iniciado su desarrollo en el ovario. Consecuentemente, las especies de *Philotrypesis* se consideran inquilinos de los Agaoninae. La biología de *Sycoscapter* no se conoce.

Recientes estudios en África no distinguen entre la biología de un parasitoide estricto o un inquilino (Kerdelhué et

al. 2000). Estos ovipositan desde unas pocas horas a varios días después de la ocurrencia de la oviposición, dependiendo de la especie (Kerdelhué y Rasplus 1996). Hay pocos datos publicados sobre la biología de *Critogaster*, pero todas las especies conocidas están asociadas a *Ficus* subgénero *Pharmacosycea*. Los grados de polifagia están aún en debate y se necesitan más estudios; sin embargo, parece que las especies no son especie-específicas. Más bien parece que las especies de *Critogaster* son competidoras de los polinizadores (*Tetrapus*) y producen agallas (Müller 1887). Se ha reportado que las hembras prueban el higo y ovipositan dentro de las flores vírgenes varios días antes de la polinización y la oviposición de los polinizadores, y por tanto es inseguro afirmar que se comporten como parasitoides de *Tetrapus* (West et al. 1996).

Los machos de *Apocrypta*, *Sycoscapter* y *Critogaster* son ápteros y mueren atrapados en la cavidad del higo después de la emergencia de las hembras. Los machos tienen una corta lapso de vida, máximo 48 horas, según lo observado por Abdurahiman (1986), mientras la hembra de *P. caricae* puede vivir cerca de un mes (Grandi 1921). Los machos de *Philotrypesis* y *Sycoscapter* pelean entre sí y muestran varias adaptaciones morfológicas para la pelea (Bean y Cook 2001; Murray 1987).

Identificación

Pocas claves permiten la identificación de los Sycoryctinae y la mayoría son inadecuadas (Grandi 1930). La clave para las especies de Sycoryctinae asociadas con *F. microcarpa* pueden ser de alguna utilidad (Beardsley 1998; Chen et al. 1999). Una clave tentativa para las especies de *Critogaster* es proporcionada por Bouček (1993).

Subfamilia Otitesellinae

Diagnosis

Hembras con alas bien desarrolladas; usualmente con lustro metálico y con escultura claramente reticulada. Cabeza hipognata y oval a lenticular en vista lateral; antena insertada cerca de la margen ventral del ojo; antena con los dos flagelómeros basales en forma de anillo, con 5 flagelómeros simples, y con maza de 3 flagelómeros; pronoto corto; mesoscudo con notaulos usualmente completos, aunque con frecuencia finos; complejo escudelar-axilar sin surco axilular, con escudelo como mesoscudo, y con axilas subtriangulares ampliamente separadas; superficie del ala anterior con frecuencia con sedas relativamente esparci-

das; vena marginal conspicuamente más larga que la vena estigmal, con vena posmarginal frecuentemente más larga que la vena estigmal, y con vena estigmal en ángulo obtuso en relación con la vena marginal; mesocoxa insertada virtualmente entre las metacoxas, frecuentemente formando casi una línea recta; metacoxa solamente casi tan larga como la altura del mesotórax; metasoma sésil, usualmente más o menos comprimido, cilíndrica y/o posteriormente ahusado, con dorso convexo y esterno relativamente plano y por tanto el ápice metasomal usualmente curvo hacia abajo; tergo metasomal 7 inmodificado, con espiráculo inmodificado; tergo 8 distinguible, con margen posterior no conspicuamente emarginado y sin epipigio; cerco como botón pero extendido desde la superficie del tergo cerca

de la margen posterior; valvas del ovipositor al menos ligeramente exertadas, en general relativamente cortas, gruesas y curvas hacia abajo, pero algunas veces casi tan largas como el cuerpo y entonces más parecidas a un hilo enrollado.

Macho con alas (*Heterandrium* y *Aepocerus*), áptero o con alas anteriores filamentosas (todas las especies introducidas y *Heterandrium*), amarillentos, lisos y brillantes; cabeza y mandíbulas por lo general conspicuamente grandes; ocelos ausentes; antena se inserta cerca de la altura media de la cabeza o más arriba, o si solamente cerca de un tercio de la altura de la cabeza desde la cavidad oral, entonces insertada claramente aparte; tibias hinchadas, con espinas; metasoma relativamente corto y ahusado hacia el ápice.

Taxonomía

La posición taxonómica de este grupo permanece incierta. Grandi (1922) ubica Otitesellinae como una tribu de los Torymidae Sycophaginae (=Idarninae). Después Otitesellinae pasa a ser tribu de Torymidae (Joseph 1964; Wiebes 1967, 1974), una subfamilia de Pteromalidae (Bouček *et al.* 1981), una subfamilia de Agaonidae (Bouček 1988) y un grupo no monofilético en Pteromalidae (Rasplus *et al.* 1998). Esta subfamilia comprende 13 géneros y 62 especies, en su mayoría de las regiones oriental y afrotropical, puesto que solamente 2 géneros habitan la Región Neotropical. Es probable que la subfamilia, tal como se la reconoce en la actualidad, no sea monofilética. Un análisis molecular reciente sugiere que los Otitesellinae neotropicales no pertenecen al mismo linaje de los Otitesellinae orientales (Rasplus *et al.* 1998). En nuestra opinión, Otitesellinae podría estar compuesto por varios linajes, reunidos independientemente a partir del contenido de Pteromalidae, y colonizando *Ficus* en diferentes partes del mundo. Esta hipótesis debe ser

examinada; aunque se apoya en la presencia de varios géneros de Pteromalidae en la Región Neotropical asociados con *Ficus* (Bouček 1993; Heydon y Bouček 1992).

Biología

Los Otitesellinae del Viejo Mundo (como *Micranisa*, *Walke-rella*) ovipositan en los higos jóvenes desde la parte exterior. En términos generales las hembras ovipositan en flores vírgenes de la misma manera como las avispas polinizadoras entran a la cavidad del higo. Una vez los huevos han sido depositados, las flores se transforman en agallas y la larva se desarrolla sobre el tejido.

Los Otitesellinae del Nuevo Mundo (*Aepocerus* y *Heterandrium*) son también fabricantes de agallas y se desarrollan exclusivamente en los *Ficus* de la sección *Americana*. Las especies de *Aepocerus* pueden prevenir el aborto de frutos no polinizados y frutos en los cuales se han desarrollado unos pocos polinizadores. Las larvas de *Aepocerus* son parasitadas por especies de *Physothorax* (Torymidae). La mayoría de las especies de *Aepocerus* y *Heterandrium* parecen tener alta especificidad y la mayoría de las especies de *Ficus* (*Americana*) exhiben una o dos especies de estos géneros.

Identificación

La clave para las especies de Otitesellinae asociadas con *F. microcarpa* es de alguna utilidad (Beardsley 1998; Chen *et al.* 1999). Se necesita con urgencia una clave para las especies de *Aepocerus*, aunque Bouček (1993) ofrece información útil sobre varias especies. Bouček (1993) proporciona una clave para las especies conocidas de *Heterandrium*.

Subfamilia Epichrysomallinae

Diagnosis

Hembra con alas totalmente desarrolladas, sin lustro metálico, amarillentas, por lo general relativamente lisas, sólo con estrías finas o reticulación; carena occipital ausente en los géneros neotropicales, con frecuencia fina; cabeza hipognata; cuando la cabeza es hipognata tórulos a casi media altura, cuando es prognata tórulos en o cerca de la margen oral; antena con 5-6 flagelómeros; pronoto transverso-rectangular a alargado-subcónico pero sin collar claramente delineado y cuello; ala anterior con vena estigmal relativamente larga, más larga que la vena posmarginal, y casi en ángulo recto con la vena marginal; tarsos con 4 tarsómeros;

metacoxa insertada conspicuamente encima de la mesocoxa; metasoma sésil a peciolado; tergo metasomal 8 no emarginado, sin epipigio; cerco como botón a ligeramente alargado; valvas del ovipositor no exertadas. Macho con alas bien desarrolladas y color, escultura, pronoto y venación del ala anterior similar a la descrita para hembras, antena frecuentemente insertada cerca de la margen oral.

Taxonomía

Esta pequeña subfamilia fue descrita por Riek en Hill (1967) como una subfamilia de Torymidae. Después se clasificó

dentro de Pteromalidae (una familia de calcídidos no monofilética), en su mayoría con base en similitudes con los Ormo-cerinae (=Brachyscelidiphaginae). Bouček (1993) considera Epichrysomallinae como el grupo más primitivo de Agaonidae, apoyando esta hipótesis en la presencia de un puente posgenal completo y, en unos pocos géneros, de una carena occipital. Estas conclusiones se basan en observaciones hechas por Copland y King (1973) quienes compararon los sistemas reproductivos de Epichrysomallinae y Agaonidae, encontrando afinidades. Estos autores notaron que Epichrysomallinae y Agaonidae tienen varios caracteres comunes; infortunadamente estas características son difíciles de usar filogenéticamente pues son presentadas sólo por algunos Epichrysomallinae, y también por otros varios grupos de Chalcidoidea (Gibson *et al.* 1999). La subfamilia es, sin lugar a dudas, monofilética; sin embargo, no se conoce ninguna sinapomorfia que caracterice el grupo.

Epichrysomallinae contiene cerca de 16 géneros válidos y 32 especies que necesitan revisión urgente. Las regiones Oriental y Australiana tienen una fauna rica en Epichrysomallinae (10 y 9 géneros respectivamente); solamente hay 6 géneros en la Región Afrotropical y dos géneros introducidos en el Neotrópico.

Biología

Casi todas la especies de Epichrysomallinae provocan agallas dentro de los higos, pero se conocen 3 especies que producen

agallas en hojas (Beardsley y Rasplus 2001; Narendran y Sheela 1994). Están asociadas con la mayoría de la sección de *Ficus* de los *Ficus* del Viejo Mundo. La mayoría de las especies ovipositan en higos antes de la polinización y depositan pocos huevos. El ovipositor es largo pero enrollado dentro del gáster (Galil y Copland 1981). Las flores vírgenes se desarrollan en agallas características, grandes, que se proyectan dentro de la cavidad. Los adultos mastican una vía de salida a través de la pared de los higos. Lo machos son en su mayoría alados (sin embargo, véase Vincent y Compton 1992) y copulan con las hembras fuera de los higos.

Identificación

Clave para las especies del género *Odontofroggata* se proporcionan en Wiebes (1980); Beardsley y Rasplus (2001) proveen claves para las especies de *Josephiella*.

Importancia económica

Josephiella microcarpae produce un desagradable follaje deformado y ocasionalmente defoliación de *Ficus microcarpa* cultivados, y puede convertirse en una plaga significativa para bonsái y viveros en muchos lugares (Beardsley y Rasplus 2001).

Clave para los géneros neotropicales de Agaonidae

- 1 Machos y hembras con alas bien desarrolladas 2
- Apterous o braquípteros, solamente machos voladores 18
- 2(1) Mandíbulas con apéndices planos y alargados presentando dientes (Figura 69.1) o lamelas transversas; protibia corta, máximo la mitad tan larga como la longitud del fémur; Agaoninae 3
- Mandíbulas normales sin apéndices; protibia larga 7
- 3(2) Apéndices mandibulares con márgenes como sierra (Figura 69.1); tercer segmento antenal sin expansión como espina; primer segmento tarsal de la pata anterior con espinas como estaquitas; habitus como en la Figura 69.2; asociados con *Ficus* del subgénero *Pharmacosycea* **Tetrapus**
- Apéndices mandibulares con márgenes rectas; tercer segmento de la antena proyectado en una espina (Figura 69.3); primer segmento tarsal de la pata anterior sin espina 4



Figura 69.1

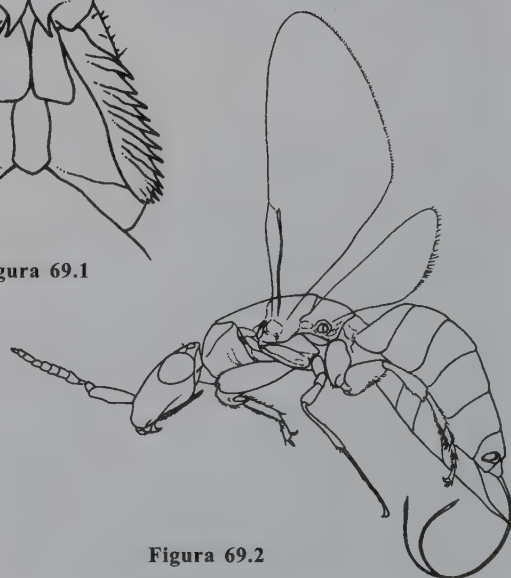


Figura 69.2

- 4(3) Apéndice mandibular largo, presentando casi 18 lamelas; cabeza alargada, 1.6-1.8 veces tan larga como ancha, sin áreas membranosas sobre los tórulos y sobre la cara; escapo aplanado (Figura 69.3); introducido con *Ficus rubiginosa* **Pleistodontes**
- Apéndices mandibulares más cortos, con menos de 10 lamelas transversas; cabeza máximo 1.5 veces tan larga como ancha, con áreas membranosas blancas en la cara; escapo claramente alargado **5**
- 5(4) Notaulos profundos; ovipositor más corto que el fémur posterior; bolsas para polen ausentes; introducido con *Ficus carica* **Blastophaga**
- Notaulos ausentes; ovipositor más largo que el fémur posterior; bolsas para polen presentes sobre las mesopleuras **6**
- 6(5) Especies con la siguiente combinación de caracteres: pigmentación de la venación terminando con una protuberancia sobre el parastigma y antena fuertemente clavada y mesoscudo con puntos profundos esparcidos y machos con meso + metanoto separado del propodeo; introducido con *Ficus microcarpa*, *F. benjamina* y *F. benghalensis* **Eupristina**
- Especies sin la combinación de caracteres precedente; habitus como en la Figura 69.4; asociado con *Ficus* de la sección *Americana* **Pegoscopus**
- 7(2) Escudelo subcuadrado, delimitado por conspicuos surcos laterales (axilulares), y posteriormente por un surco frenal (Figura 69.5); tergos metasomales (Mt) 8 y 9 separados; con margen posterior de Mt8 profundamente invaginada y rodeando el Mt9 parecido a un alerón (epipigio); Sycophaginae **8**
- Escudelo no delimitado por surco; tergos metasomales 8 y 9 fusionados **10**
- 8(7) Antenas insertadas en lo alto sobre el rostro, claramente sobre el nivel del centro de los ojos; vena posmarginal ausente; escudelo convexo, delimitado por profundos surcos y carena alta en el lado externo; habitus como en la Figura 69.6 **Anidarnes**
- Antenas insertadas debajo del nivel del centro de los ojos, en su mayoría en el nivel de la línea ocular inferior; vena posmarginal presente, algunas veces traslúcida; escudelo plano, delimitado por surcos superficiales **9**
- 9(8) Ovipositor tan largo como, o más largo que el cuerpo (Figura 69.5); coloración metálica, al menos en alguna parte del cuerpo; axílula convexa, horizontal y mayormente reticulada; machos ápteros, excepcionalmente alados **Idarnes**
- Ovipositor más corto, máximo tan largo como el gáster

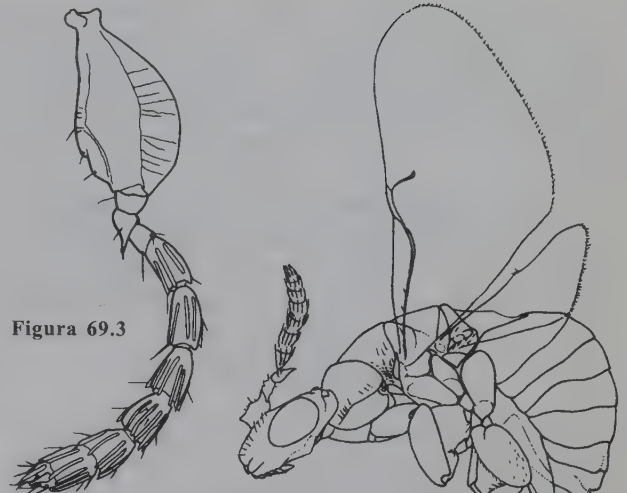


Figura 69.3

Figura 69.4

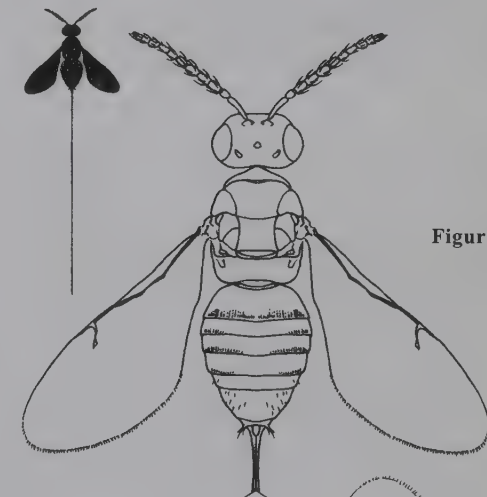


Figura 69.5



Figura 69.6

(Figura 69.7); coloración no metálica, amarillo o como marrón; axílula apenas convexa, vertical y longitudinalmente estriada; machos alados; vena posmarginal muy corta, claramente menos que la vena estigmal
 *Idarnes* (grupo de especies incerta)

- 10(7)** Ovipositor claramente largo, mínimo tan largo como el cuerpo, constituido por una extensión tubular de uno o dos tergos terminales; cercos muy pequeños o no distinguibles, situados al final del último tergo estrecho, distante detrás del cuerpo gastral **11**
 - Ovipositor más corto; cercos distinguibles **13**

- 11(10)** Región gastral terminal consiste en dos o tres partes (Figura 69.8): parte anterior más ancha formada por los últimos tergos contraídos y la parte posterior delgada consistiendo solamente del ovipositor y sus hojas; coloración negra o naranja marrón *Philotrypesis*
 - Región gastral terminal, delgada, solamente base y ápice apareciendo usualmente un poco engrosados; toda la longitud del ovipositor cubierta por el epipigio delgado; coloración frecuentemente metálica, raramente amarillenta sin matiz metálico **12**

- 12(11)** Notaulos profundos; vena estigmal corta, menos de 1/3 de la longitud de la vena marginal; habitus de hembra Figura 69.9 *Critogaster*
 - Notaulos superficiales; vena estigmal casi 2/3 de la longitud de la vena marginal; ápice del segmento metasomal 8 engrosado (Figura 69.10) *Sycosapter*

- 13(10)** Coloración no metálica, amarilla a café; vena posmarginal muy corta, menos que la mitad de la longitud del estigma; vena posmarginal claramente más corta que la vena estigmal, la cual esta insertada casi en ángulo recto; *Epichrysomallinae* **14**
 - Coloración mayormente metálica, algunas veces amarilla pero en este caso el ovipositor casi tan largo como la tibia posterior; vena posmarginal más larga que la vena estigmal, insertada con un ángulo más agudo **15**

- 14(13)** Hembra con cabeza transversa; escapo largo, alcanzando el ocelo medio; área supraclipeal no delimitada; escudelo presentando 2x2 sedas; surcos axilares bien marcados; *macho*: mandíbulas largas y encorvadas con forma de hoz (Figura 69.11); peciolo visible (Figura 69.12)
 *Odontofroggattia*
 - Hembra (Figura 69.13) con cabeza subglobosa; escapo corto, no alcanzando el ocelo medio; área supraclipeal bien delimitada, subcuadrada; escudelo presentando al menos 2x3 sedas; surcos axilares superficiales u obliterados; *macho*: mandíbulas normales; peciolo corto ... *Josephiella*

Figura 69.7

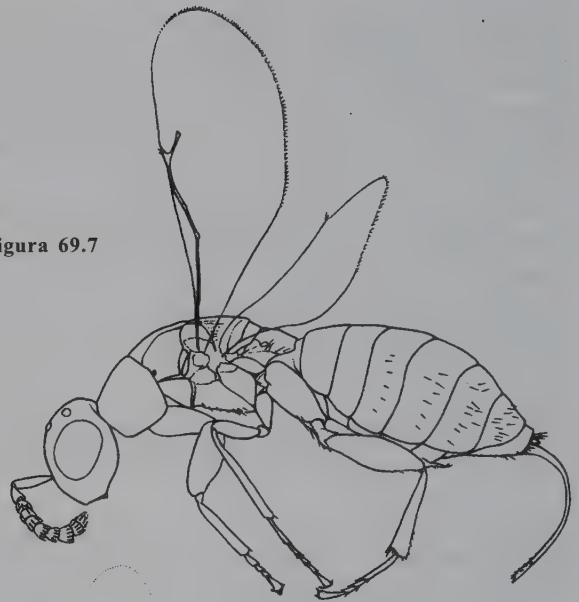


Figura 69.8

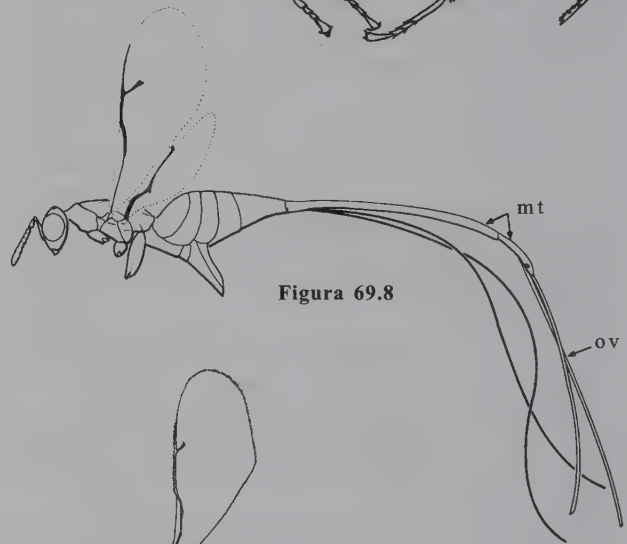


Figura 69.9

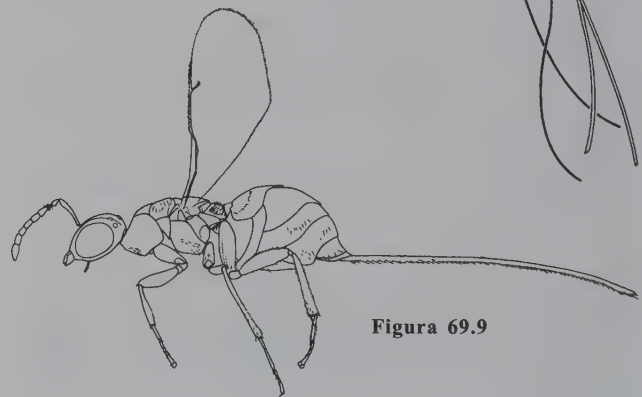


Figura 69.10



- 15(13)** Notaulos superficiales; ovipositor corto, fuertemente exserto (Figura 69.14); introducido junto con *Ficus microcarpa*, *F. benjamina* y *F. benghalensis* **16**
- Notaulos bien marcados, algunas veces profundos; ovipositor largo, frecuentemente casi tan largo como la tibia posterior **17**

- 16(15)** Antena con 2 anillos; escultura superficial sobre el tórax; propodeo corto en la mitad, con carena mediana; gáster lateralmente comprimido; hojas del ovipositor dirigidas hacia abajo **Micranisa**

- Antena con tres anillos; escultura del tórax simple u opaca; propodeo sin carena mediana; gáster no comprimido lateralmente; valvas del ovipositor casi horizontales; habitus como en la Figura 69.14 **Walkerella**

- 17(15)** Antena insertada alto sobre la cabeza, claramente sobre la línea ocular; propodeo con cóstula y carena mediana; en higos nativos (Figura 69.15); cabeza de algunos machos como en la Figura 69.16 **Aepocerus**

- Antena insertada a nivel de la línea ocular; propodeo liso, sin carena; habitus de la hembra como en la Figura 69.17 **Heterandrium**

- 18(1)** Metasoma largo y tubuliforme, suave y telescópico, usualmente curvo en forma de U hacia delante por debajo del cuerpo (Figura 69.20); fémures anterior y posterior enormemente engrosados (Figuras 69.20 y 69.25), fémur medio menos engrosado o incluso ausente; pronoto alargado, usualmente más largo que los últimos segmentos metasomales; Agaoninae **19**

- Metasoma corto, nunca curvo hacia delante por debajo del cuerpo; fémures anterior y posterior usualmente no engrosados; pronoto más corto, cuadrado o transversal **23**

- 19(18)** Tibia anterior con una fila de dientes (Figura 69.18); prosterno con dos broches (Figura 69.19); pata media casi ausente, reducida a lóbulos cortos; habitus como en la Figura 69.20 **Tetrapus**

- Protibia carente de fila de dientes; prosterno sin broches; patas medias normalmente desarrolladas **20**

- 20(19)** Todos los tarsos con cinco segmentos; mesonoto separado del metanoto + propodeo; surco antenal separado por un septo (Figura 69.21) **Pleistodontes**

- Tarso anterior con solamente 2-3 segmentos, a excepción de *Pegoscapus astomus*, pero mesosoma compuesto por dos partes distintas, pronoto y mesonoto + metanoto + propodeum fusionados **21**

- 21(20)** Cabeza con pilosidad conspicua y densa en su mitad anterior; tórax con placas metanotales laterales (Figura



Figura 69.11



Figura 69.12

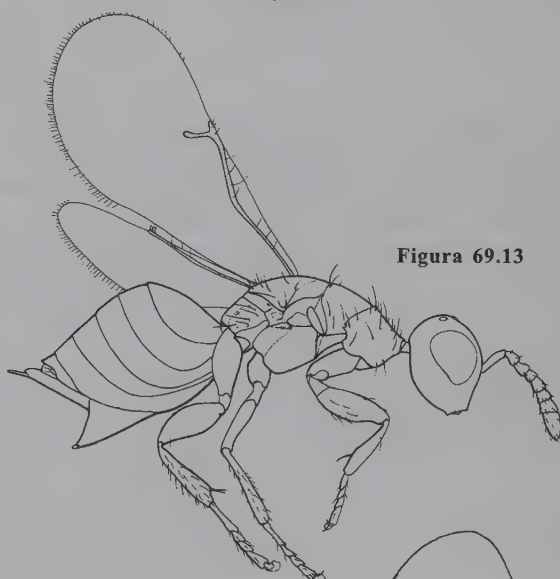


Figura 69.13



Figura 69.14

- 69.22) *Blastophaga*
 - Cabeza con pilosidad dispersa; tórax diferente 22

- 22(21) Tórax con mesonoto y metanoto apreciables (Figura 69.23), el propodeo más estrecho que metanoto más mesonoto y pronoto; cabeza con surco medio distinguible o con escobos antenales ampliamente separados
 *Eupristina*
 - Tórax con mesonoto, metanoto y propodeo fusionados (Figuras 69.24 y 69.25), esta parte más o menos el mismo ancho del pronoto; cabeza sin surco mediano y antenas situadas en un surco común *Pegoscapus*

- 23(18) Antena insertada en la mitad de la cabeza, separada por más del diámetro del tórulo desde el margen bucal (Figuras 69.26 y 69.27); mandíbula casi tan larga como la cabeza; escapos algunas veces fuertemente ensanchados (Figuras 69.26 y 69.27); introducido con *Ficus microcarpa*, *F. benjamina* y *F. benghalensis* 24
 - Inserción antenal cerca de la margen bucal, separado a lo más por el diámetro del tórulo desde la margen bucal; mandíbulas cortas; escapos en su mayoría no engrosados 25

- 24(23) Inserciones antenales separadas por más del diámetro del tórulo (Figura 69.26); cabeza redondeada; escapos alargados, casi rectangulares (Figura 69.26) ... *Micranisa*
 - Inserciones antenales cercanas entre si (Figura 69.27); cabeza rectangular; escapos clavados, engrosados solamente en cercanías de la inserción del pedicelo (Figura 69.27) *Walkerella*

- 25(23) Tibia corta con numerosos espolones conspicuos; muñones de alas ausentes 26
 - Tibia relativamente más larga; muñones de alas presentes 27

- 26(25) Lados de la cabeza sub-paralelos (Figura 69.28)
 *Idarnes*
 - Cabeza sub-trapezoidal, las sienas ensanchadas (Figura 69.29) *Critogaster*

- 27(25) Propodeo fusionado con el mesoscudo; metasoma con un pecíolo conspicuo; mesosoma liso con sedas largas dispersas 28
 - Propodeo separado del mesoscudo; pata posterior con sedas conspicuas (Figura 69.30); metasoma sésil; mesosoma cubierto con densa pubescencia
 *Heterandrium*

- 28(27) Dos primeros segmentos de los tarsos posteriores engrosados; ambas antenas en una cavidad común amplia, tórulos ligeramente separados, sus márgenes internas

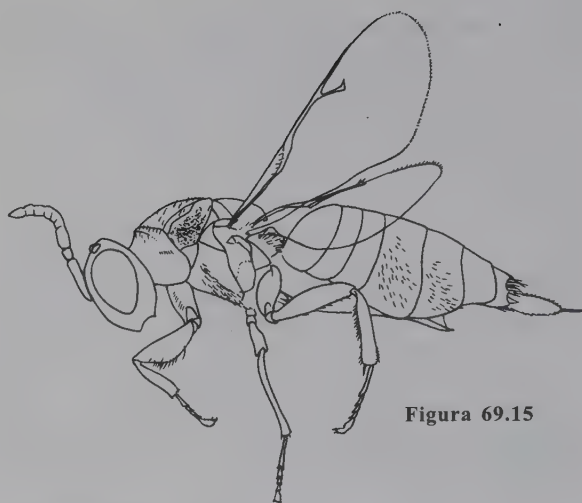


Figura 69.15

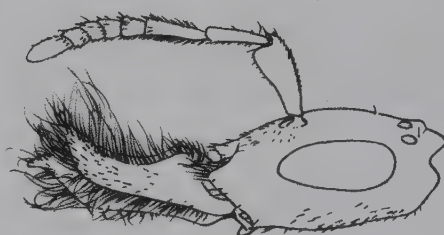


Figura 69.16

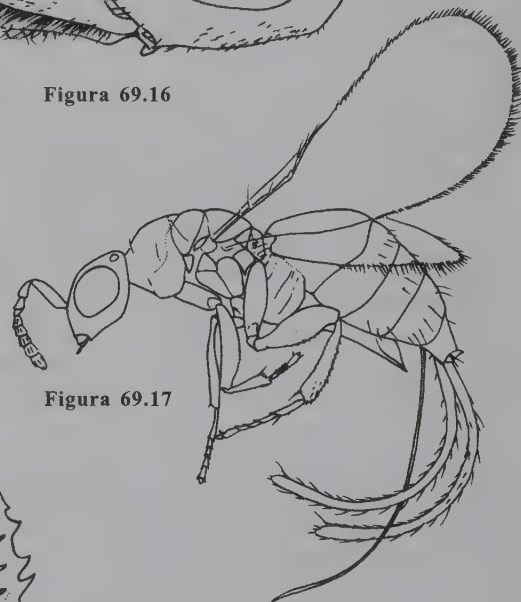


Figura 69.17



Figura 69.18

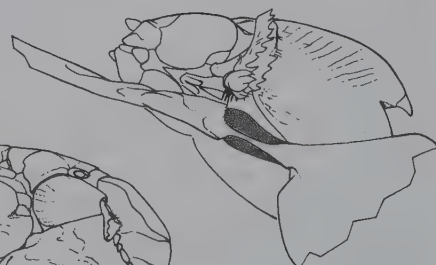


Figura 69.19



Figura 69.20

bajas pero separadas en la mitad por una quilla baja; escapos no aplanados, segmentos flagelares regulares; cabeza posterior y frecuentemente con cercas delgadas y largas *Philotrypesis*

- Dos primeros segmentos de los tarsos posteriores no

engrosados; antenas no en una cavidad común, tórulos cercanos o separados; escapos usualmente aplanados y engrosados, aplicados a la superficie de la cabeza (Figura 69.31); segundo segmento flagelar frecuente e inusualmente más grueso que el tercero *Sycoscapter*

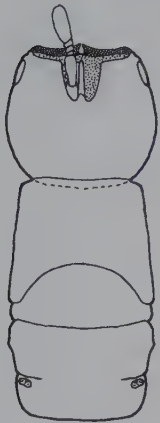


Figura 69.21

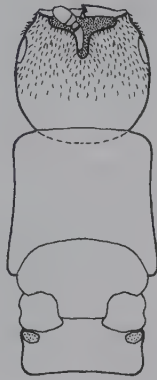


Figura 69.22

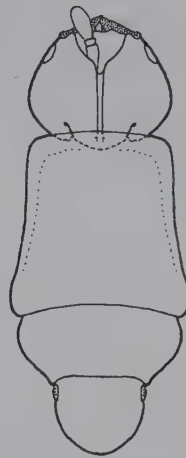


Figura 69.23

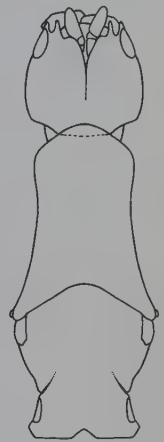


Figura 69.24

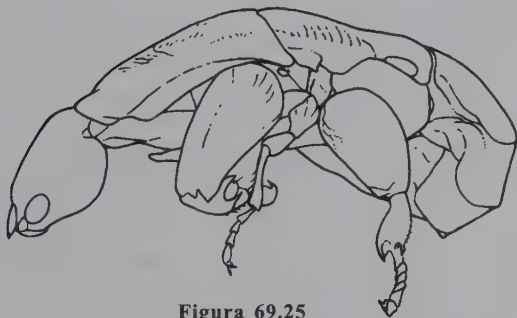


Figura 69.25

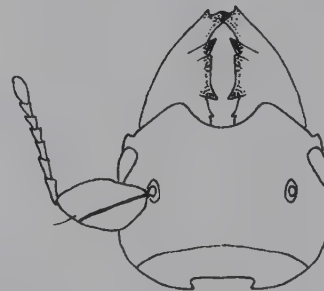


Figura 69.26

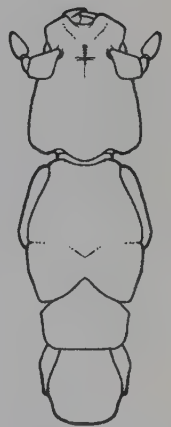


Figura 69.28

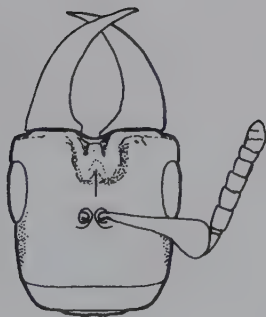


Figura 69.27

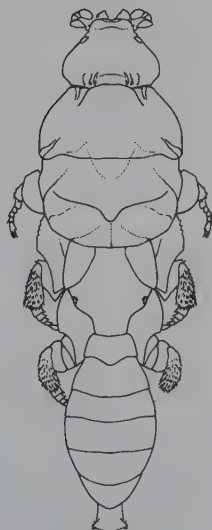


Figura 69.29



Figura 69.30

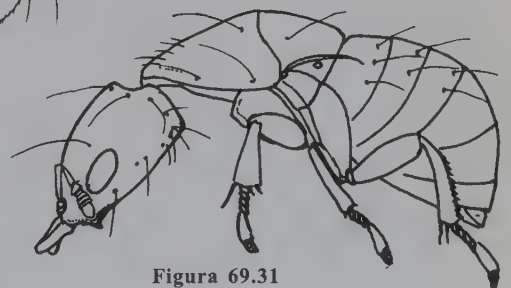


Figura 69.31

Literatura citada

- Abdurahiman, U. C. 1986. Biology and behaviour of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Torymidae: Hymenoptera). *Bulletin of Entomology. Entomological Society of India* 27:121-127.
- Anstett, M. C., M. Hossaert-McKey y F. Kjellberg. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* 12:94-99.
- Ashmead, W. H. 1904. Classification of the chalcid flies of the superfamily Chalcidoidea, with descriptions of new species in the Carnegie Museum, collected in South America by Herbert H. Smith. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1(4): i-xi, 225-551.
- August, P. V. 1981. Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. *Reproductive Botany* 70-76.
- Basset, Y., V. Novotny y G. Weiblen. 1997. *Ficus*: as a resource for arthropod consumers in the tropics, with particular reference to Papua New Guinea, pp. 341-361, en: Watt, A. D., N. E. Stork y M. D. Hunter (eds.). *Forests and insects*. Chapman & Hall.
- Bean, D. y J. Cook. 2001. Male mating tactics and lethal combat in the nonpollinating fig wasp *Sycoscapter australis*. *Animal Behaviour* 62:535-542.
- Beardsley, J. W. 1998. Chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with fruit of *Ficus microcarpa* in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 33:19-34.
- Beardsley, J. W. y J. Y. Rasplus. 2001. A new species of *Josephiella* (Hymenoptera: Agaonidae) forming leaf galls on *Ficus microcarpa* L. (Moraceae). *Journal of Natural History* 35:33-40.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45:605-611.
- Berg, C. C. 1992. *Flora of the Guianas. Series A: Phanerogams. 21 Moraceae*. Koelz Scientific Book, Koenigstein.
- Berg, C. C., M. Vasquez y F. Kooy. 1984. *Ficus* species of Brazilian amazonia and the Guianas. *Supplement Acta Amazonica* 14:159-194.
- Bouček, Z. 1988. *Australian Chalcidoidea (Hymenoptera): A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford.
- Bouček, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *Journal of Natural History* 27: 173-217.
- Bouček, Z., A. Watsham y J. T. Wiebes. 1981. The fig wasp fauna of the receptacles of *Ficus thonningii* (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Tijdschrift voor Entomologie* 124:149-233.
- Bronstein, J. L. 1989. A mutualism at the edge of its range. *Experientia* 45:622-636.
- Bronstein, J. L. 1991. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos* 61:175-186.
- Bronstein, J. L. 1999. Natural history of *Anidarnes bicolor* (Hymenoptera: Agaonidae), a gall of the Florida strangling fig (*Ficus aurea*). *Florida Entomologist* 82: 454-461.
- Brues, C. T. 1910. The parasitic Hymenoptera of Florissant, Colorado. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College* 54:1-125.
- Campbell, B., J. Heraty y J. Y. Rasplus. 2000. Molecular systematics of the Chalcidoidea using 28S-rDNA, pp. 59-73, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *The Hymenoptera: Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Canberra.
- Chen, Y. R., W. C. Chuang y W. J. Wu. 1999. Chalcid wasps on *Ficus microcarpa* L. in Taiwan (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Journal of Taiwan Museum* 52:39-79.
- Cook, J. M. y J. Y. Rasplus. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* 18:241-248.
- Cook, J. M., S. G. Compton, E. A. Herre y S. A. West. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:747-754.
- Copland, M. J. W. y P. E. King. 1973. The structure of the female reproductive system in the Agaonidae (Chalcidoidea, Hymenoptera). *Journal of Entomology A* 48:25-35.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit-eating and seed dispersal by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6:77-91.
- Fleming, T. H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama canal zone. *Journal of Mammalogy* 54:439-455.
- Galil, J. y M. J. W. Copland. 1981. *Odontofroggattia galili* Wiebes in Israel, a primary fig wasp, of *Ficus microcarpa* L. with a unique ovipositor mechanism (Epichrysomallinae, Chalcidoidea). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C* 84:183-196.
- Gibernau, M., H. R. Buser, J. E. Frey y M. Hossaert-McKey. 1997. Volatile compounds from extracts of figs of *Ficus carica*. *Phytochemistry* 46:241-244.
- Gibson, G. A. P. 1993. Family Agaonidae, pp. 610-614, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1984/E, Ottawa.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea-A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Godfray, H. C. 1988. Virginity in haplodiploid populations: A study on fig wasps. *Ecological Entomology* 13:283-291.
- Gordh, G. 1975. The comparative external morphology and systematics of the Neotropical parasitic fig wasp *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *University of Kansas Science Bulletin* 50:389-455.
- Grandi, G. 1921. Recherche sul gen. *Philotrypesis* (Hymenoptera-Chalcididae). *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Portici* 15:33-190.
- Grandi, G. 1922. Ricostruzione e morfologia comparata dei generi *Otitesella* Westw., *Sycobiella* Westw. ed

- affini (Hymenoptera - Chalcididae). *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Portici* 16:1-58.
- Grandi, G. 1930. Monographia del gen. *Phylotrypesis* Först. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Bologna* 1:107-235.
- Grandi, G. 1955. Scoperta del maschio del gen. *Lipothymnus* Grandi, e stato odierno delle nostre conoscenze sull tribu dei Sycophagini (Hymenoptera - Chalcididae). *Atti della Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna* 2:94-103.
- Grissell, E. E. 1995. Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae): A redefinition, generic classification and annotated world catalogue of species. *Memoirs on Entomology, International* 2:1-474.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, pp. 167-220, en: Blum, M. S. y N. A. Blum (eds.). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, London.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science* 228:896-898.
- Herre, E. A., S. A. West, J. M. Cook, S. G. Compton y F. Kjellberg. 1997. Fig-associated wasps: pollinators and parasites, sex-ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequence, pp. 223-239, en: Choe, J. C. y B. J. Crespi (eds.). *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Heydon, S. L. y Z. Bouček. 1992. Taxonomic changes in Nearctic Pteromalidae, with the description of some new taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 94(4):471-489.
- Hill, D. S. 1967. Figs (*Ficus* spp.) and fig-wasps (Chalcidoidea). *Journal of Natural History* 1:413-434.
- Hossaert-McKey, M., M. Giberneau y J. E. Frey. 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experientia et Applicata* 70:185-191.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:13-51.
- Joseph, K. J. 1958. Recherches sur les chalcidiens *Blastophaga psenes* (L.) *Phylotrypesis caricae* (L.) du figuier *Ficus carica* (L.). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 20:197-260.
- Joseph, K. J. 1964. A proposed revision of the classification of the fig insects of the families Agaonidae and Torymidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London B* 33(3/4):63-66.
- Jousselin, E., M. Hossaert-McKey y F. Kjellberg. 2001. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: implications for studies of the stability of the mutualism. *Ecological Entomology* 26:602-608.
- Kerdelhué, C. y J. Y. Rasplus. 1996. Non-pollinating afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* 75:3-14.
- Kerdelhué, C., J. P. Rossi y J. Y. Rasplus. 2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology* 81:2832-2849.
- Kjellberg, F., E. Jousselin y J. L. Bronstein. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:1113-1121.
- Machado, C. A., E. A. Herre, S. McCafferty y E. Bermingham. 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Biogeography* 23:531-542.
- Machado, C. A., E. Jousselin, F. Kjellberg, S. Compton y E. A. Herre. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proceeding of the Royal Society of London B* 268:685-694.
- Mayr, G. 1886. Feigeninsecten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 35:147-250.
- Molbo, D., C. A. Machado, J. G. Sevenster, L. Keller, E. A. Herre. 2003. Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100:5967-5872.
- Müller, F. 1886a. *Critogaster* und *Trichaulus*. *Kosmos (Stuttgart)* 18:54-56.
- Müller, F. 1886b. Feigenwespen. *Kosmos (Stuttgart)* 18:55-62.
- Müller, F. 1886c. Notes on fig insects. *Transactions of the Entomological Society of London* x-xiii.
- Müller, F. 1886d. Zur Kenntnis der Feigenwespen. *Entomologische Nachrichten* 12:193-199.
- Müller, F. 1887. Zur Kenntnis der Feigenwespen. *Entomologische Nachrichten* 13:161-163.
- Murray, M. G. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Phylotrypesis pilosa*. *Animal Behaviour* 35:438-506.
- Narendran, T. C. y S. Sheela. 1994. Descriptions of an interesting new genus and a new species of Epichrysomalinae [sic] (Hymenoptera: Agaonidae). *Journal of the Zoological Society of Kerala* 3(1):7-12.
- Pereira, R. A. S., J. Semir y A. D. O. Menezes Jr. 2000. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Revista Brasileira Botanica* 23:217-224.
- Poinar, O. G. J. 1993. Insects in amber. *Annual Review of Entomology* 46:145-159.
- Quicke, D. L. J., M. G. Fitton, J. R. Tunstead, S. N. Ingram y P. V. Gaitens. 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonidea. *Journal of Natural History* 28:635-682.
- Ragusa-Netto, J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) (Moraceae). *Braslian Journal of Biology* 62:339-346.
- Ramírez, B. W. 1969. Fig wasps, mechanisms of pollen transfer. *Science* 163:580-581.
- Ramírez, B. W. 1970a. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24:680-691.
- Ramírez, B. W. 1970b. Taxonomic and biological studies of Neotropical fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *University of Kansas Science Bulletin* 49:1-44.

- Ramírez, B. W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61:770-780.
- Ramírez, B. W. 1978. Evolution of mechanisms to carry pollen in Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Tijdschrift voor Entomologie* 121:279-293.
- Ramírez, B. W. 1991. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *Revista de Biología Tropical* 39:87-95.
- Rasplus, J. Y. 1996. The one-to-one species-specificity of the *Ficus*-Agaoninae mutualism: how casual?, pp. 639-649, en: Maesen, L. J. G. van der, X. M. van der Burgt y J. M. van Medenbach de Rooy (eds.). *The biodiversity of African plants*. Kluwer Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands.
- Rasplus, J. Y., C. Kerdelhué, I. Le Clainche y G. Mondor. 1998. Molecular phylogeny of fig wasps (Hymenoptera). Agaonidae are not monophyletic. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* 321:517-527.
- Shanahan, M., S. So, S. Compton y R. Corlett. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 76: 529-570.
- Van Noort, S. y S. G. Compton. 1996. Convergent evolution of Agaoninae and Sycoecinae (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography* 23:415-424.
- Van Noort, S., A. B. Ware y S. G. Compton. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. *South African Journal of Science* 85: 323-324.
- Vincent, S. L. y S. G. Compton. 1992. A new polymorphic species of fig wasp from *Ficus ingens* (Moraceae). *Journal of African Zoology* 106(4):363-370.
- Ware, A. B., P. T. Kaye, S. G. Compton y S. Van Noort. 1993. Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Systematics and Evolution* 186:147-156.
- Weiblen, G. 2002. How to be a fig wasp? *Annual Review of Entomology* 47:299-330.
- West, S. A. y E. A. Herre. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 258:67-72.
- West, S. A., E. H. Herre, D. M. Windsor y R. S. Green. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography* 23:447-458.
- Wiebes, J. T. 1966. The structure of the ovipositing organs as a tribal character in the Indo-Australian Sycophaginae Torymidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Zoologische Mededelingen* 41:151-159.
- Wiebes, J. T. 1967. Redescription of Sycophaginae from Ceylon and India, with designation of lectotypes, and a world catalogue of the Otitesellini (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 110:399-452.
- Wiebes, J. T. 1974. Philippine fig wasps 1. Records and descriptions of Otitesellini (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae). *Zoologische Mededelingen Leiden* 48:145-161.
- Wiebes, J. T. 1977. A short history of fig wasps research. *Gardens' Bulletin Singapore* 29:207-232.
- Wiebes, J. T. 1980. The genus *Odontofroggattia* Ishii (Hymenoptera, Chalcidoidea, Pteromalidae, Epichrysomallinae). *Zoologische Mededelingen Leiden* 56:1-6.
- Wiebes, J. T. 1982. The phylogeny of the Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Netherlands Journal of Zoology* 32:395-411.
- Wiebes, J. T. 1995. The New World Agaoninae (pollinators of figs). *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse (Nederlandse) Akademie van Wetenschappen* 94:1-60.

Familia Torymidae

P. E. Hanson

Diagnosis

Longitud del cuerpo usualmente entre 1.0 y 7.5 mm (excluyendo el ovipositor); avispas en su mayoría verde o azul metálico, algunas veces completamente amarillas; escultura externa usualmente débil; siempre aladas excepto en machos de algunas especies en higos. Antena de 13 segmentos, usualmente con 1 anillo y 7 segmentos funiculares, raramente con 2 o 3 anillos; margen posterior de la gena no carenado; parte posterior de la cabeza usualmente con carena occipital presente. Mesoscudo con notaulos completos, aunque algunas veces superficiales. Ala anterior usualmente con la vena marginal muy larga, y las venas postmarginal y estigmal muy cortas (excepto en Megastigminae). Coxa posterior usualmente 1.5 a 3 veces tan larga como la anterior; tarsos de 5 segmentos. Metasoma por lo general estrechamente unido al propodeo, primer tergo (pecíolo) usualmente oculto pero ocasionalmente visible; tergo 8 dividido y con cercos alargados; hembra con el tergo 9 (epipigio)



Figura 70.1

presente aunque muy reducido, libre excepto en su articulación basal con el tergo 8; hembra con el ovipositor siempre extendido más allá del metasoma y algunas veces más largo que el cuerpo. Figura 70.1.

Filogenia, diversidad y distribución

Los Torymidae constituyen una familia de tamaño moderado, con 63 géneros y casi 1.000 especies descritas en el mundo. En su análisis filogenético detallado, Grissell (1995) reconoce dos subfamilias, Megastigminae y Toryminae. La primera comprende 12 géneros, muchos de los cuales se restringen a Australasia, y cerca de 170 especies descritas (Grissell 1999; Grissell y Desjardins 2002). Con la excepción de un género introducido (*Bootanelleus*, en Cuba), el único taxón presente en el Nuevo Mundo es *Megastigmus*, el cual es

cosmópola y comprende cerca del 75% de las especies en la subfamilia. Toryminae comprende 51 géneros y unas 750 especies descritas, las que Grissell (1995) clasifica en siete tribus, seis de las cuales se conocen en el Neotrópico.

La monofilia de la familia se apoya en el séptimo tergo metasomal el cual es transversal en su parte dorsal, ampliamente emarginado posteriormente, y con los cercos insertados sobre una subdivisión posterolateral translúcida, flexionada hacia adentro. Hay dos sinapomorfias potenciales que sugieren la monofilia de Megastigminae: estigma del ala anterior agrandado, y, posiblemente, clipeo bilobulado (aunque ausente en algunas especies). Hasta el momento no se

conocen sinapomorfias sólidas para Toryminae, excepto la venación de las alas (venación compartida con Ormyridae). Otras posibles sinapomorfias para la familia son: carena occipital presente, cabeza con puente postgenal, y cercos alargados. Las primeras dos características son compartidas con Ormyridae, y las tres características (más el clípeo bilobulado de Megastigminae) son compartidas con algunos Agaonidae (Grissell 1995).

Biología

Las larvas de Torymidae son fitófagas (muchos Megastigminae, algunos pocos Toryminae) o carnívoras (la mayoría de especies). Hasta donde se sabe, todas las especies del Nuevo Mundo en Megastigminae son fitófagas en semillas (Grissell 1999). En Costa Rica, especies no descritas de *Megastigmus* han sido criadas de semillas de *Ilex* (Aquifoliaceae), *Myrsine* (Myrsinaceae) y *Symplocos* (Symplocaceae) (Hanson, en preparación), y es probable que éstos géneros de plantas también estén asociados a *Megastigmus* en Sudamérica. Además, *M. transvaalensis* (= *M. rhusi*; Grissell y Prinsloo 2001) se ha registrado en semillas de *Schinus* (Anacardiaceae) de varias partes del Neotrópico (Perioto 1999). Aunque *Schinus* es nativa de Sudamérica, parece que esta planta fue colonizada por *Megastigmus* cuando se intro-

dujo en Africa del Sur, y desde allí aparentemente la planta y la avispa han sido llevadas a otras partes del mundo, incluyendo el Neotrópico (Grissell y Hobbs 2000).

Especies de Toryminae son parasitoides de insectos de ocho órdenes y cerca de 50 familias, aunque muchas parasitan larvas o pupas de Diptera e Hymenoptera (Grissell 1995). Muchas parecen ser solitarias, idiobiontes ectoparásitas, y muchas son hiperparasitoides facultativos (o incluso obligados). Casi la mitad de los Toryminae son *Torymus* (sin contar el número de especies no descritas) y la gran mayoría de éstas están asociadas con una amplia diversidad de agallas de plantas formadas por Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, y, menos comúnmente, Psylloidea. *Torymus* (*Nannocerus*) y *Physothorax* están estrictamente asociados con frutas o higos (Bouček 1993). Especies de *Torymoides* (Torymoini) son parasitoides en agallas de dípteros. Muchos *Monodontomerus* (Monodontomerini) son ectoparasitoides gregarios de himenópteros en nidos, o en pupas de lepidópteros (Grissell 2000). Especies de *Perissocentrus* también atacan pupas de lepidópteros (Grissell 1992). Todos los Podagriini atacan ootecas de mántidos, y las larvas se alimentan como ectoparasitoides o depredadores de huevos (Grissell 1995).

Diomerus fue sinonimizado con *Torymus* por Graham y Gijswijt (1998). Hay disponibles claves para especies en *Physothorax* (Bouček 1993), *Perissocentrus* (Grissell 1992) y *Monodontomerus* (Grissell 2000).

Clave para los géneros neotropicales de Torymidae

- 1 Ala anterior con la vena estigmal alargada, más alta que la celda costal, vena postmarginal usualmente tan larga como la vena marginal (Figura 70.2); cuerpo usualmente amarillo (excepto *Bootanellus*); tórax con cerdas erectas, esparcidas; Megastigminae 2
- Ala anterior con la vena estigmal no alargada, vena postmarginal más corta que la marginal; cuerpo usualmente con al menos un color metálico; tórax con pelos densos y cortos; Toryminae 3
- 2(1) Margen inferior del clípeo con una incisión profunda media, dando una apariencia de clípeo bidentado; cuerpo totalmente amarillo; especies nativas e introducidas; en semillas de plantas diversas *Megastigmus*
- Margen inferior del clípeo sin dientes o con uno medial; cuerpo con coloración metálica; una especie introducida; en semillas de *Casuarina* *Bootanellus*
- 3(1) Fémur posterior claramente agrandado y con una fila de dientes sobre el margen ventral, o al menos tres dientes

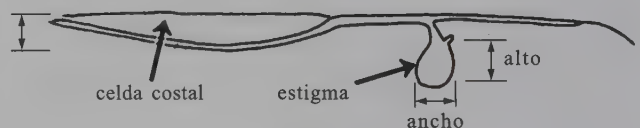


Figura 70.2

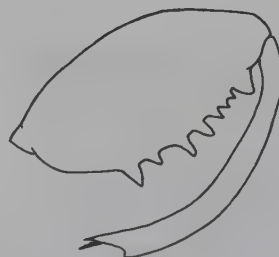


Figura 70.3



Figura 70.4

Figuras 70.2-70.4: 70.2 *Megastigmus* sp., venación del ala anterior; 70.3 *Podagrion* sp., ♀, pata posterior; 70.4 *Physothorax* sp., pata posterior.

- grandes, tibia posterior curva (Figura 70.3) 4
- Fémur posterior usualmente no muy agrandado y como mucho con uno o dos dientes; tibia posterior recta o sólo ligeramente curva (Figura 70.4) 6
- 4(3) Fémur posterior con un peine denso de dientes confinados a una expansión apical; tergos metasomales 2-4 sin emarginaciones laterales; Palachiini *Neopalachia*
- Fémur posterior usualmente con dientes grandes, los cuales no están confinados a la mitad apical del fémur (Figura 70.3); tergos metasomales 2-4 con emarginaciones laterales; Podagrionini 5
- 5(4) Anillos tan largos como anchos (Figura 70.5); ala anterior completamente cubierta con sedas, sin áreas descubiertas; metasterno con dos carenas submedianas entre las coxas posteriores (cx_3) (Figura 70.7) *Palmon*
- Anillos transversos (Figura 70.6); ala anterior parcialmente desnuda en la base; metasterno con una carena media entre las coxas posteriores (cx_3) (Figura 70.8) ... *Podagrion*
- 6(3) Carena occipital indistinta o ausente (Figura 70.9); Microdontomerini (introducido en el Neotrópico) *Idiomacromerus*
- Carena occipital clara (Figura 70.10) 7
- 7(6) Metapleura separada de la mesopleura por una línea sinuosa, la metapleura se proyecta adelante como un lóbulo (Figura 70.11); Torymini 8
- Metapleura separada de la mesopleura por una línea recta (Figura 70.12) 10
- 8(7) Antena con 2 anillos; fémur posterior con un diente conspicuo así como una angulación *Plesiostigmodes*
- Antena con 1 anillo; fémur posterior con o sin dientes, aunque sin angulación 9
- 9(8) Fémur posterior con 2 dientes principalmente ventrales y algunas veces algunos dientes adicionales pequeños (Figura 70.4) *Physothorax*
- Fémur posterior con al menos un diente, usualmente sin dientes *Torymus*
- 10(7) Tibia posterior con espolones más largos que el ancho del ápice tibial (Figura 70.13), usualmente de la misma longitud del basitarso posterior 11
- Tibia posterior con espolones escasamente más largos que el ancho del ápice tibial (Figura 70.14), más cortos que el basitarso posterior 12
- 11(10) Tibia posterior con espolones insertados hacia el ápice (Figura 70.13); propodeo como mucho con una carena simple media (*Incertae Sedis*) *Zaglyptonotus*



Figura 70.5



Figura 70.6



Figura 70.7

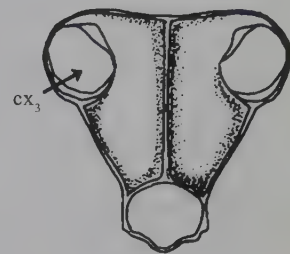


Figura 70.8

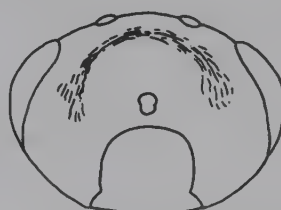


Figura 70.9

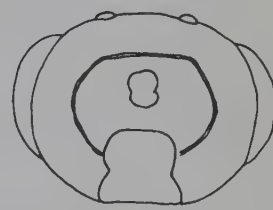


Figura 70.10

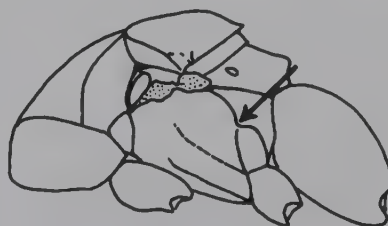


Figura 70.11

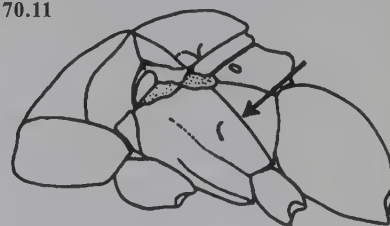


Figura 70.12

Figuras 70.5-70.11: 70.5 *Palmon* sp., ♀, antena; 70.6 *Podagrion* sp., ♀, antena; 70.7 *Palmon* sp., metasterno; 70.8 *Podagrion* sp., metasterno; 70.9 *Idiomacrocercus* sp., vista posterior de la cabeza; 70.10 *Monodontomerus* sp., vista posterior de la cabeza; 70.11 *Torymus* sp., mesosoma; 70.12 *Monodontomerus* sp., mesosoma.

- Tibia posterior con espolones separados del ápice; partes laterales del propodeo con carenas diagonales; Monodontomerini *Perissocentrus*

- 12(10)** Carena occipital más cerca al foramen occipital que a los ocelos posteriores (Figura 70.15); antena con un anillo; escudelo con línea frenal; fémur posterior con dientes; Monodontomerini **13**
- Carnea occipital más cerca a los ocelos posteriores que al foramen occipital; antena usualmente con dos anillos; escudelo sin línea frenal; fémur posterior sin dientes; Torymoidini **14**

- 13(12)** Clípeo con la margen ventral muy alargada *Rhynchodontomerus*
- Clípeo con la margen ventral trunca ... *Monodontomerus*

- 14(12)** Tibia posterior con espolones modificados como espinas alargadas, pulidas, apicalmente negras (Figura 70.16), difiriendo de los espolones tibiales de las otras patas *Platykula*
- Tibia posterior con espolones no modificados (Figura 70.14), todos los espolones tibiales cubiertos con cerdas cortas *Torymoides*



Figura 70.13



Figura 70.14



Figura 70.16

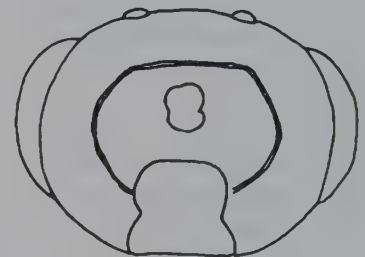


Figura 70.15

Figuras 70.13-70.16: 70.13 *Zaglyptonotus* sp., pata posterior; 70.14 *Torymoides* sp., ápice de la tibia posterior; 70.15 *Monodontomerus* sp., vista posterior de la cabeza; 70.16 *Platykula* sp., ápice de la tibia posterior.

Literatura citada

- Bouček, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit. *Journal of Natural History* 27:173-217.
- Graham, M. W. R. de Vere y J. J. Gijswijt. 1998. Revision of the European species of *Torymus* Dalman (Hymenoptera: Torymidae). *Zoologische Verhandelingen (Leiden)* 317:1-202.
- Grissell, E. E. 1992. A revision of *Perissocentrus* Crawford (Hymenoptera: Torymidae). *Journal of Hymenoptera Research* 1:91-102.
- Grissell, E. E. 1995. Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae): A redefinition, generic classification, and annotated world catalog of species. *Memoirs on Entomology, International* 2:1-470.
- Grissell, E. E. 1999. An annotated catalog of world Megastigminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 31(4):1-92.
- Grissell, E. E. 2000. A revision of New World *Monodontomerus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 32(1):1-90.
- Grissell, E. E. y K. R. Hobbs. 2000. Methods of introduction and evidence of host shifting. *Megastigmus transvaalensis* (Hussey) (Hymenoptera: Torymidae) in California, pp. 267-280, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera. Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO, Collingwood, Australia.
- Grissell, E. E. y G. L. Prinsloo. 2001. Seed-feeding species of *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae) associated with Anacardiaceae. *Journal of Hymenoptera Research* 10:271-279.
- Grissell, E. E. y C. A. Desjardins. 2002. A revision of *Bootania* Dalla Torre and recognition of *Macrodasyrceras* Kamijo (Hymenoptera: Torymidae). *Journal of Hymenoptera Research* 11:279-311.
- Perioto, N. W. 1999. Primeira ocorrência do genero *Megastigmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera: Torymidae) e primeiro registro da subfamilia Megastigminae para o Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico São Paulo* 64:15-116.

Familia Ormyridae

P. E. Hanson

Diagnosis

Longitud del cuerpo entre 1.0 y 7.0 mm; cuerpo principalmente azul o verde metálico. Antena con 13 segmentos, los basales 1-3 en forma de anillo. Cabeza con puente postgenal y carena occipital. Mesosoma y propodeo con esculturación débil. Ala anterior con las venas estigmal y postmarginal muy cortas. Tarsos con 5 segmentos; coxa posterior muy agrandada, casi tan larga como el fémur posterior, subtriangular en sección transversa; tibia posterior con dos espolones toscos y curvos en el ápice, el más largo con su longitud mayor al 50% de la longitud del primer segmento del tarso. Metasoma muy esclerotizado y con fuerte esculturación, usualmente con filas transversas de foveas muy grandes sobre las partes basales de los tergos medios, la parte basal con foveas separadas de la apical por un borde crenulado, o

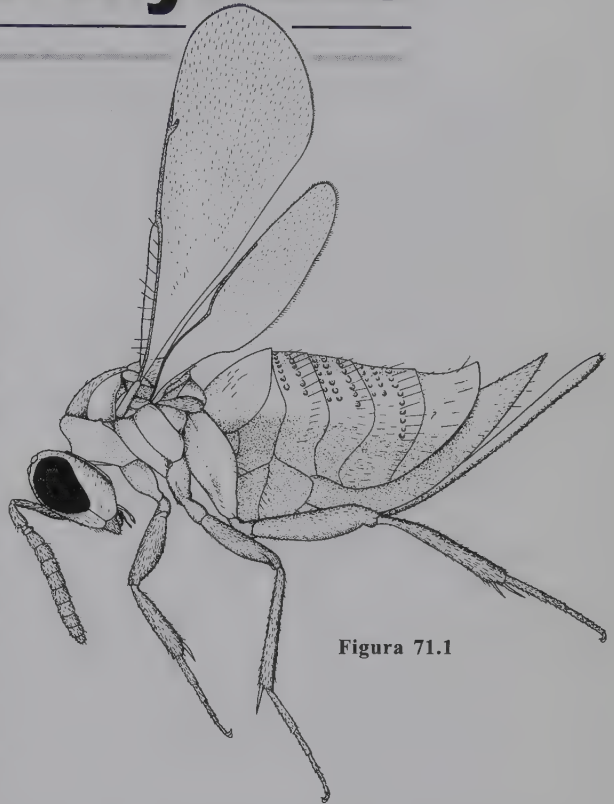


Figura 71.1

al menos una fila transversa de sedas largas con apariencia de pestañas (Figura 71.1).

Filogenia, diversidad y distribución

Ormyridae comparte algunos rasgos (puente postgenal, carena occipital, venación, coxa posterior agrandada) con Torymidae, mientras que hay dos géneros sudamericanos no descritos y no ubicados en la familia que sugieren relaciones con Pteromalidae. Estos dos géneros carecen de foveas metasomales, aunque uno de ellos posee las coxas posteriores agrandadas y los espolones toscos en el ápice de la tibia posterior, como se describe arriba para Ormyridae (Hanson 1992). La familia comprende 124 especies descritas, las cuales se ubican en tres géneros (Noyes 2002): *Eubeckerella* (Malasia), *Ormyrulus* (India) y *Ormyrus* (Cosmopólita). Los primeros dos géneros son monotípicos. Actualmente se co-

nocen cuatro especies descritas de *Ormyrus* para el Neotrópico, tres de Centroamérica y una de Brasil. Recientemente se coleccionó material de *Ormyrus* de Colombia.

Biología

Las especies de Ormyridae son parasitoides de insectos habitantes en agallas de plantas, y la larva se alimenta como ectoparásito idiobionte solitario, el cual puede ser hiperparasitoideo facultativo. Las especies del Nuevo Mundo casi exclusivamente se restringen a las agallas formadas por Hymenoptera, especialmente Cynipidae en robles (Fagaceae: *Quercus*) (Hanson 1992).

Literatura citada

Hanson, P. 1992. The Nearctic species of *Ormyrus* Westwood (Hymenoptera: Chalcidoidea: Ormyridae). *Journal of Natural History* 26:1333-1365.

Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001*. 2nd ed. CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.

CAPÍTULO 72

Familia Perilampidae

D. C. Darling

Diagnosis

Mandíbulas robustas, con dos o tres dientes grandes; antena con 13 segmentos, incluye un único anillo (*anellus*); sexualmente dimórficos, escapo del macho expandido y/o con puntos o poros sobre la superficie anterior; clipeo diferenciado del resto del rostro por suturas, margen anterior entero, sin dientes o tubérculos; mesosoma compacto, usualmente corto y alto en vista lateral, con el pronoto visible en vista dorsal (Figuras 72.7, 72.10), no reducido y ventral al mesoscudo (como en Eucharitidae); notaulos completos; metasoma usualmente alto y triangular en perfil, tergos 2 y 3 similares en tamaño, fusionados dorsalmente e incluyendo los siguientes

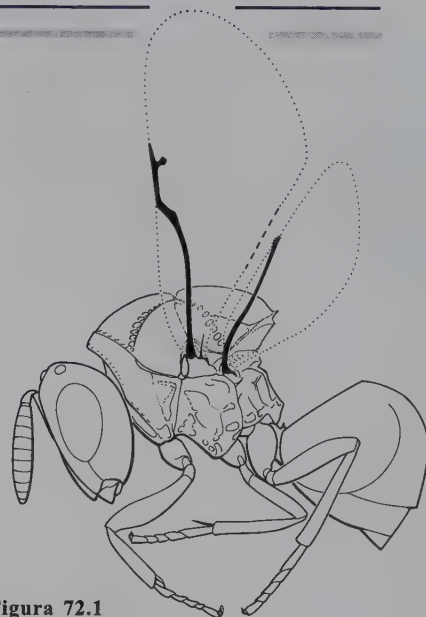


Figura 72.1

tes segmentos, tergo 2 con laterotergos grandes (Figuras 72.7, 72.10). Habitus en Figura 72.1.

Taxonomía

Se reconocen dos subfamilias de Perilampidae, Chrysolampinae y Perilampinae (Bouček 1988), ambas presentes en el Nuevo Mundo. Chrysolampinae es morfológicamente distinta de Perilampinae, aunque ambas subfamilias se colocan en la misma familia con base en caracteres compartidos de adultos (véase arriba), morfología y biología del primer estadio larval (Darling y Miller 1991). Perilampidae es una familia muy cercana a Eucharitidae, con la cual comparte un labro digitado (Darling 1988) y larva cuyo primer estadio es una planidia (Heraty y Darling 1984; Darling y Miller 1991; Darling 1992).

Se reconocen cinco géneros en Chrysolampinae, dos de los cuales se encuentran en el Nuevo Mundo, aunque sólo *Chrysolampus* se conoce de la Región Neotropical (Darling 1986). Hay siete géneros en Perilampinae, cuatro de los cuales se conocen en el Nuevo Mundo y tres en la Región Neotropical.

La gran mayoría de perilámpidos neotropicales (y en otras partes) son *Perilampus*. Hay por lo menos 10 grupos de especies de amplia distribución desde México hasta Argentina (Smulyan 1936; Darling 1996). La distribución de los otros dos géneros, *Euperilampus* y *Burksilampus*, se sobrelapa ampliamente con la de *Perilampus*, aunque rara vez son colectadas especies de esos dos géneros. *Euperilampus* se distribuye ampliamente en la Región Neotropical con 12 especies descritas en tres grupos de especies (Darling 1983). Aunque solo se ha descrito una especie en *Burksilampus*, hay al menos 10 especies sin describir en colecciones, muchas de sitios elevados en América Central y del Sur (1.600-4.000 m).

Biología y distribución

La biología de los perilámpidos es similar en muchos aspectos a Eucharitidae (Heraty y Darling 1984). Los huevos se

depositan lejos del hospedero, sobre hojas o flores, o insertados en tejidos de plantas. El primer estadio larval, es esclerotizado y activo y se llama planidia, la cual localiza al hospedero y se adhiere a éste. En muchos casos la planidia no se alimenta hasta que el hospedero comienza la fase de pupa; entonces se puede decir que los perilámpidos son cenobiontes. Los Chrysolampinae son ectoparásitos de períodos larvales (Darling y Miller 1991), mientras que la planidia de Perilampinae es ectoparásita o penetra al hospedero y permanece inactiva hasta que éste se desarrolle a pupa, tiempo en el cual la larva sale del cuerpo y se alimenta como ectoparasitoide (Darling 1999). Por cada hospedero, solo un perilámpido se desarrolla hasta la madurez. La familia incluye parasitoides primarios e hiperparasitoides.

En alto contraste con Eucharitidae, las asociaciones de hospederos de los perilámpidos son muy diversas. Hay confirmación de registros de hospederos de cinco órdenes de insectos: Neuroptera, Raphidioptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera. Aunque no hay muchos registros de perilámpidos como parasitoides primarios de Lepidoptera, se crían rutinariamente especies de pupas de Lepidoptera, aunque como hiperparasitoides atacando Hymenoptera (Ichneumonidae, Braconidae) y Diptera (Tachinidae) (Warren y Tadic 1970). Hay mucha diversidad de hospederos en *Perilampus* aunque con restricción a grupos de especies particulares (Darling 1996). Hay parasitoides primarios de Coleoptera xilófagos (Anobiidae), avispas aculeadas que nidifican en tallos (Crabronidae), Neuroptera (Chrysopidae) y avispas sierra (Diprionidae, Tenthredinidae). Otras especies son parasitoides secundarios obligados (hiperparasitoides) de Lepidoptera u Orthoptera, via Ichneumonidae, Braconidae o Tachinidae. En Perú se conoce de una especie que ataca Sclerogibbidae (Hymenoptera), los cuales son parasitoides de Embioptera (Burks 1969). En el complejo *Perilampus* del grupo *hyalinus*, bien representado en el Neotrópico, especímenes morfológicamente indistinguibles se han criado como parasitoides primarios de avispas sierra (como *Neodiprion excitans* en Belice), o como hiperparasitoides de Lepidoptera. Se han establecido asociaciones de hospederos para *Euperilampus*, con base en el

extenso programa de cría de orugas en Costa Rica (<http://janzen.sas.upenn.edu>). *Euperilampus triangularis* Say ataca parasitoides braconidos e icneumonidos de polillas (Apate-lodidae y Noctuidae) y mariposas (Papilionidae). *Burksilampus anobii* (Burks) es un parasitoide primario de Anobiidae xilófagos (Bouček 1978). Hasta donde se sabe, los Chrysolampinae son parasitoides primarios de larvas de Coleoptera que se alimentan en sitios ocultos en plantas con flores. Dos especies de Norteamérica atacan Curculionidae (Tychiinae) que se alimentan en semillas de Fabaceae herbáceas de los géneros *Astragalus* y *Lupinus* (Darling y Miller 1991).

Se han descrito 140 especies de *Perilampus*, listadas en el catálogo de Noyes (2001), de las cuales 25 nombres corresponden a la fauna neotropical. Aunque hay muchas especies sin describir en las colecciones, es imposible hacer una estimación debido a las incertidumbres del estatus de especies en el grupo *Perilampus hyalinus*.

Importancia económica

La pobreza de información de hospederos atacados y el conocimiento taxonómico rudimentario de los perilámpidos neotropicales hacen difícil especular sobre su importancia económica. *Perilampus chrysopae* es un parasitoide primario de varias especies de Chrysopidae y pueden interferir con programas de control biológico que usan esos depredadores (Clancy 1946). Las especies de *Perilampus* del grupo *hyalinus* son parasitoides primarios de avispas sierra *Neodiprion*, lo cual los convierte en agentes importantes de biocontrol en pinares; registros de museos indican que *Neodiprion excitans* es parasitado por estos perilámpidos en Belice. *Perilampus hyalinus* parasita un 36% de capullos de avispas sierra en infestaciones establecidas de *Neodiprion* en Canadá (Tripp 1962), por lo cual pueden tener un impacto sustancial en control. Especies de *Perilampus* son asociadas con frecuencia con plagas de agricultura, aunque usualmente como hiperparasitoides de Ichneumonoidea y Tachinidae.

Clave para los géneros neotropicales de Perilampidae

- 1 Prepecto muy asociado y usualmente fusionado al panel lateral del pronoto (Figuras 72.5-72.7); ala anterior con la vena marginal corta, no más de 3.0 veces la longitud de la vena estigmal (Figuras 72.10, 72.11); mandíbulas asimétricas, la derecha con 3 dientes, izquierda con sólo 2 dientes; Perilampinae 2
- Prepecto sin estar en asociación cercana y sobre el mismo plano del panel lateral del pronoto (Figura 72.10), similar a

Pteromalidae; ala anterior con vena marginal larga, 3.5 a 6.0 veces la longitud de la vena estigmal (Figura 72.10); mandíbulas simétricas y bidentadas; Chrysolampinae *Chrysolampus*

- 2(1) Prepecto amplio y triangular, casi tan ancho como el panel pronotal adyacente (Figura 72.5); vena marginal tan larga o más que la vena postmarginal (Figura 72.11) 3

- Prepecto estrecho, menos de la mitad del ancho del panel pronotal adyacente (Figura 72.6); vena marginal más corta que la postmarginal (Figura 72.12) *Euperilampus*

3(2) Peciolo alargado, longitud superior al ancho, escultura uniformemente alveolada o coriácea (Figura 72.8);

surco malar ausente (Figura 72.3)

..... *Burksilampus*

- Peciolo corto, transverso (Figura 72.7), o si alargado con arrugas claras sobre la superficie dorsal (Figura 72.9); surco malar presente (Figura 72.2) o región malar con costas oblicuas (Figura 72.4) *Perilampus*



Figura 72.2



Figura 72.3

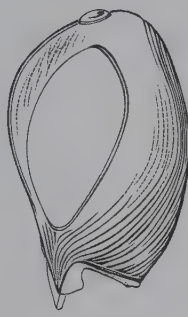


Figura 72.4



Figura 72.5



Figura 72.6



Figura 72.7

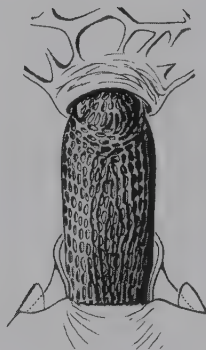


Figura 72.8



Figura 72.9



Figura 72.10

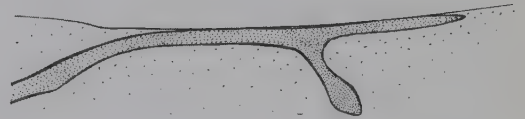


Figura 72.11

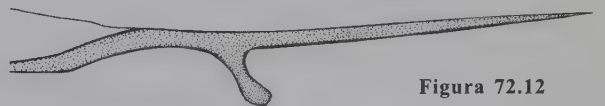


Figura 72.12

Figuras 72.2-72.12: 72.2 Grupo *Perilampus fulvicornis*, cabeza, vista lateral; 72.3 *Burksilampus* sp., cabeza, vista lateral; 72.4 Grupo *Perilampus hyalinus*, cabeza, vista lateral; 72.5 *Perilampus* sp., pronoto y prepecto, vista lateral; 72.6 *Euperilampus* sp., pronoto y prepecto, vista lateral; 72.7 *Perilampus regalis* Smulyan; 72.8 *Burksilampus* sp., peciolo, vista dorsal; 72.9 Grupo *Perilampus fulvicornis*, peciolo, vista dorsal; 72.10 *Chrysolampus schwarzi* Crawford; 72.11 *Perilampus* sp., ala anterior, venación; 72.12 *Euperilampus* sp., ala anterior, venación.

Literatura citada

- Bouček, Z. 1978. A generic key to Perilampinae (Hymenoptera, Chalcidoidea), with a revision of *Krombeinius* n. gen. and *Euperilampus* Walker. *Entomologica Scandinavica* 9:299-307.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of 14 families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford.
- Burks, B. D. 1969. New Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71:73-81.
- Clancy, D. W. 1946. The insect parasites of the Chrysopidae (Neuroptera). *University of California Publications in Entomology* 7:403-496.
- Darling, D. C. 1983. A review of the New World species of *Euperilampus* (Hymenoptera: Perilampidae), with notes about host associations and phylogenetic relationships. *Quaestiones Entomologicae* 19:1-40.
- Darling, D. C. 1986. The New World species of Chrysolampinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *The Canadian Entomologist* 118:913-940.
- Darling, D. C. 1988. Comparative morphology of the labrum in Hymenoptera: the digitate labrum of Perilampidae and Eucharitidae (Chalcidoidea). *Canadian Journal of Zoology* 66:2811-2835.
- Darling, D. C. 1992. The life history and larval morphology of *Aperilampus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Philomidinae), with a discussion of the phylogenetic affinities of the Philomidinae. *Systematic Entomology* 17:331-339.
- Darling, D. C. 1996. Generic concepts in the Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): an assessment of recently proposed genera. *Journal of Hymenoptera Research* 5:100-130.
- Darling, D. C. 1999. Life history and immature stages of *Steffanolampus salicetum* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Perilampidae), a parasitoid of *Ptilinus ruficornis* (Coleoptera: Anobiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 130:3-14.
- Darling, D. C. y T. D. Miller. 1991. The life history and larval morphology of *Chrysolampus* (Hymenoptera: Chrysolampinae) in western North America. *Canadian Journal of Zoology* 69:2168-2177.
- Heraty, J. M. y D. C. Darling. 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 9:309-328.
- Noyes, J. S. 2001. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea*. The Natural History Museum, London.
- Smulyan, M. T. 1936. A revision of the chalcid flies of the genus *Perilampus* Latreille occurring in America north of Mexico. *Proceedings of the United States National Museum* 83:369-412.
- Tripp, H. A. 1962. The biology of *Perilampus hyalinus* Say (Hymenoptera: Perilampidae), a primary parasite of *Neodiprion swainei* Midd. (Hymenoptera: Diprionidae) in Quebec, with descriptions of the egg and larval stages. *The Canadian Entomologist* 94:1250-1270.
- Warren, L. O. y M. Tadic. 1970. The fall webworm, *Hyphantria cunea* (Drury). *University of Arkansas Agricultural Experiment Station Bulletin* 759:1-106.

CAPÍTULO 73

Familia Eucharitidae*J. Heraty***Diagnosis**

Mandíbulas en forma de hoz (Figura 73.1), algunas veces reducidas en talla y forma; pronoto no visible en vista dorsal (Figuras 73.2, 73.10, 73.15); prepecto fusionado con el pronoto en la mayoría de los taxones (Figura 73.10); metasoma siempre peciolado (Figura 73.10); primeros tergos gastrales acrecentados, frecuentemente encubiertos por los siguientes segmentos; ovipositor apicalmente expandido y ampliamente curvo (Figura 73.2, OVI) o en forma de aguja. Habitus en la Figura 73.0.



Figura 73.0

Filogenia

Las dos subfamilias del Nuevo Mundo, Oraseminae y Eucharitinae, están justificadas como monofiléticas con base en la posesión de labros similares (Darling 1988), mandíbulas con forma de hoz, pérdida del surco genal, pronoto ventralmente desplazado, y parasitoides de hormigas (Heraty 2002). Las relaciones filogenéticas para los géneros de Eucharitidae se han discutido en detalle (Heraty 1985, 1994a, 2000, 2002), con la mayoría de los análisis recientes incluyendo todos los 53 géneros.

Taxonomía

Solamente dos de las familias propuestas de Eucharitidae, Oraseminae y Eucharitinae, tienen lugar en el Nuevo Mundo. Akapalinae (Australiana) y Philomidinae (Paleotropical) han sido incluidas en Eucharitidae (Bouček 1988), pero su ubicación en esta familia ha sido cuestionada (Heraty 2000, 2002).

Perilampinae y Chrysolampinae (Perilampidae) y Philomidinae tienen larva similar a la planidiaforme (Heraty y Darling 1984; Darling 1992; Gibson *et al.* 1999). Las subfamilias Akapalinae, Chrysolampinae, Perilampinae y Eucharitidae tienen todas labro similarmente aplanado, marginalmente digitado; en la subfamilia Philomidinae el labro es diferente, en forma de plato. Pocos caracteres adultos son útiles para justificar las relaciones entre estos grupos (Heraty y Darling, en prensa) y las relaciones cercanas están basadas casi totalmente en estados inmaduros.

Oraseminae comprende cuatro géneros, de los cuales solamente *Orasema* esta presente en el Nuevo Mundo. Todos los miembros tienen ovipositor apicalmente expandido, prepecto no fusionado y un anillo basal (Heraty 2000, 2002). Los Eucharitinae incluyen 47 géneros en dos tribus, los Psilocharitini y Eucharitini, los cuales están justificados como monofiléticos por la posesión de una base peciolar cubierta y la pérdida de un surco transversal en el primer esterno gastral (Heraty 2002). Psilocharitini retiene un prepecto independiente y un anillo, en tanto que los Eucharitini tienen el prepecto fusionado al pronoto y el anillo se ha perdido virtualmente en todas las especies (Heraty 2002).

Biología y distribución

Oraeminae y Eucharitinae se conocen como parásitos solamente de hormigas (Clausen 1940a, b, 1941; Heraty 1994a, b, 2000, 2002). Los huevos se depositan dentro de tejidos vegetales o en cavidades al interior de las plantas. Los primeros instares larvales (planidia) están bien esclerotizados, sin patas, y son altamente móviles. Con varios métodos de unión a las hormigas adultas o de aprovechamiento del hospedero, las larvas se convierten en parasitoides externos y completan su desarrollo sobre un solo hospedero. También se conoce el uso de intermediarios inmaduros para ganar acceso a las crías de hormigas (Heraty 2000). Las larvas se unen, internamente (Oraeminae) o externamente (Eucharitinae), a las larvas de hormigas, cuando estas han alcanzado el estado de pupa (Heraty 1994a, b, 2002). Las larvas siempre se desarrollan a través de tres instares que se alimentan sobre la región ventral torácica de las pupas hospederas y dejan tras su paso los restos parcialmente vivos de la hormiga, los cuales se denominan sitanteros (psithanthers), sitergados (psithergates) o siterginos (psithergynes), dependiendo del sexo o la casta de la pupa de hormiga (Wheeler 1907). Los adultos emergen dentro del nido de hormigas y se sabe que son bien tratados por las hormigas antes de dejar la colonia (Wheeler 1907).

Los Oraeminae son parasitoides de la mayoría de Myrmicinae, incluyendo *Pheidole*, *Solenopsis* y *Wasmannia*, más raramente Formicinae (Formicini) y posiblemente Ecitoninae (Heraty 2000, 2002). Las hembras depositan sus huevos dentro de incisiones hechas en las hojas o estructuras florales mediante el ovipositor engrosado, y en muchas especies es necesario un intermediario inmaduro, ya sea un trip (Thysanoptera) o un hemíptero superior (Euhemiptera), para obtener acceso a las hormigas hospederas (Heraty 2000). Los Eucharitinae son parasitoides únicamente de Ponerinae (Ponerini) y Ectatomminae (Ectatommini), Formicinae (Lasiini, Camponotini) y en Australia, Myrmecinae (Heraty 2002). Los adultos dejan sus huevos dentro de cavidades de plantas, sobre la superficie de las hojas, o rara vez dentro de incisiones en tejidos foliares (Heraty 2002). Los estados planidiales de Eucharitinae son de vida libre y no están asociados con un hospedero intermediario. Hay 413 especies descritas de Eucharitidae, con un estimado de 784 especies alrededor del mundo (Heraty 2002). De estas, 140 especies, 19 géneros tienen lugar en el Nuevo Mundo, con un estimado de 343 especies basado en observaciones de

material ya presente en colecciones. Chile tiene una de las faunas más disminuidas de eucarítidos, con solamente dos especies de *Lophyrocera* y *Pseudochalcura*, y ningún *Oraema*. Los Psilocharitini están representados por sólo dos ejemplares de especies no descritas de *Neolosbanus* y *Psilocharis*. Aunque pueden ser registros erróneos de colección, estos son distintos de las especies en el Viejo Mundo y potencialmente buenos registros (Heraty 1994a). Los géneros restantes están bien representados a través de la Región Neotropical, con excepción de *Pseudometagea*, la cual presenta especies descritas que tienen lugar solamente hacia el sur de México, y un solo espécimen no descrito de Costa Rica (Heraty 1985). *Oraema* y *Kapala* son los grupos más comúnmente colectados.

Importancia económica

Dentro de Eucharitidae, solamente *Oraema* tiene el potencial para ser económicamente importante, sea como plaga o como agente benéfico de control biológico. En Sudamérica, el estatus de plaga de *Oraema* ha sido reportado para dos especies. *Oraema aenea* Gahan que fue reportado como causante de infecciones fungales como resultado secundario de sus incisiones de oviposición en hojas de olivo (Nicolini 1950), y *Oraema costaricensis* Wheeler y Wheeler cuyas marcas de oviposición han resultado en «manchas marrones» sobre cultivos jóvenes de banana en Costa Rica (Tocchetto 1942; Roberts 1958). Aunque éstas fueron serias en su momento, no han sido reportadas infestaciones recientemente. Los *Oraema* también tienen potencial como agentes importantes en el manejo de hormigas mirmecinas perjudiciales. *Oraema xanthopus* Cameron y especies relacionadas son parasitoides del complejo *Solenopsis saevissima*, el cual incluye la hormiga roja de fuego, que es una especie importada (Wojcik 1988; Heraty *et al.* 1993; Heraty 1994b). *Oraema minutissima* Howard es un parasitoide de la pequeña hormiga roja de fuego, *Wasmannia auropunctata* (Roger), en el Caribe y el norte de Sudamérica. Poco se conoce del impacto de los eucarítidos sobre sus hormigas hospederas, pero *O. xanthopus* y *O. minutissima* pueden ser muy comunes en algunos lugares. Sin embargo, los requerimientos de una compleja interacción entre la planta hospedera y un posible hospedero intermediario euhemipteriano podrían dificultar la crianza y establecimiento. El control biológico de *Wasmannia* en las Islas Galápagos fue considerado un proyecto viable (Heraty 1994b).

Clave para los géneros neotropicales de Eucharitidae

- 1 Color metálico; flagelómeros antenales cilíndricos; anillo presente (Figura 73.2, AN); prepecto separado del pronoto (Figura 73.2, PRE); ápice del escudelo siempre redondeado 2
- Diferente coloración, rara vez metálico; flagelómeros antenales cilíndricos o con procesos distinguibles; anillo ausente; prepecto fusionado al pronoto (Figuras 73.10, 73.15, 73.18); ápice del escudelo redondeado o con una proyección; Eucharitinae: Eucharitini 4
- 2(1) Primer esterno gastral (Gs1) con surco transversal que delimita una pequeña región en forma de media luna (Figura 73.2, GSU); cara usualmente con rugosidad elevada o esculturación reticulada (Figura 73.1), raramente lisa; base del pecíolo con un flanco dorsal agudo; ovipositor expandido y curvo ventralmente (Figura 73.2, OVI); neártico y neotropical; Oraseminae **Orasema**
- Primer esterno gastral (Gs1) uniformemente redondeado sin un surco transversal; cara lisa con hoyuelos esparcidos, pero nunca con fuerte esculturación como arriba; base del pecíolo sin flanco dorsal; ovipositor acicular o expandido, pero siempre recto; Eucharitinae: Psilocharitini 3
- 3(2) Clípeo con fila distinguible de sedas marginales sobre la margen anteclipeal (Figura 73.3); hipopigio con fila transversa de pelos largos; base del pecíolo con márgenes laterales agudas; ovipositor acicular; principalmente en trópicos del Viejo Mundo, un solo espécimen conocido de Córdoba, Argentina **Psilocharis**
- Clípeo proyectado como un lóbulo liso distinguible con sedas esparcidas, anteclipeo ausente (Figura 73.4); hipopigio descubierto; base del pecíolo gradualmente estrechada lateralmente y dorsalmente; ovipositor acicular o uniformemente expandido; en su mayoría Indo-Pacífico, un sólo espécimen conocido de Uruguay ... **Neolosbanus**
- 4(1) Escudelo redondeado, máximo con flanco o lóbulo emarginado (Figuras 73.5, 73.13); cara con esculturación variable, pero ventralmente sin carena transversa; cuerpo negro o marrón, algunas veces con color azul metálico 5
- Escudelo con dos espinas cortas que son más cortas que este (Figura 73.7) y cara con carena transversa fuerte ventralmente (Figura 73.9); cuerpo amarillo y negro, negro con color azul-verde metálico, o rara vez enteramente negro 7
- Escudelo con dos espinas prominentes que son usualmente más largas que el escudelo (Figuras 73.8, 73.10, 73.12, 73.22); si más cortos que el escudelo (Figura 73.6)

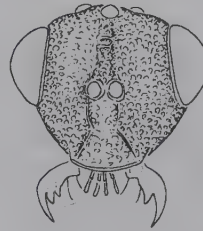


Figura 73.1

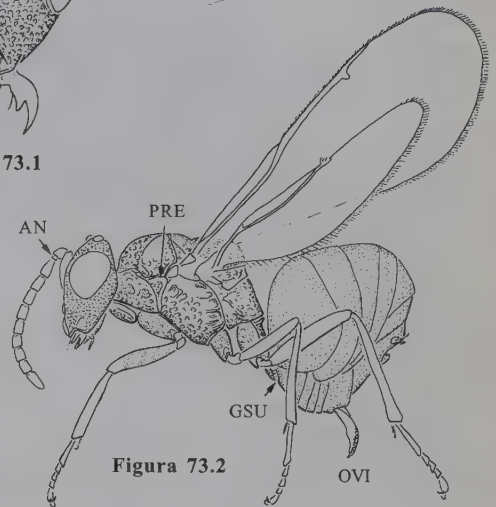


Figura 73.2

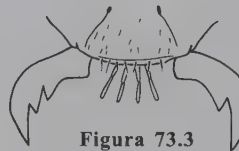


Figura 73.3



Figura 73.4

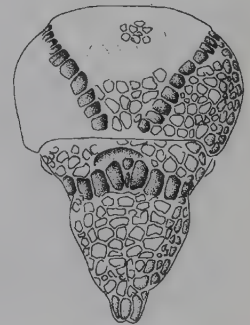


Figura 73.5

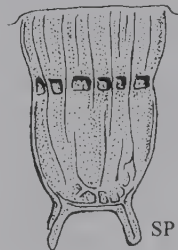


Figura 73.6

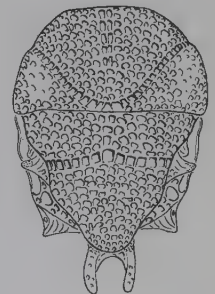


Figura 73.7

Figuras 73.1-73.7: 73.1 *Orasema* sp., cabeza; 73.2 *Orasema* sp., habitus lateral; 73.3 *Psilocharis* sp., partes bucales; 73.4 *Neolosbanus* sp., partes bucales. 73.5-73.7 mesosoma (dorsal): 73.5 *Carletonia* sp.; 73.6 *Colocharis* sp.; 73.7 *Lophyrocera* sp. AN = anillo; GSU = esterno gastral; OVI = ovipositor; PRE = prepecto; SP = espina escudelar.

entonces cara lisa; esculturación de la cara variable pero ventralmente sin carena transversa; cuerpo enteramente negro o marrón 8

- 5(4) Escudelo proyectado como un flanco aplanado, ligeramente curvo hacia arriba, casi tan largo como ancho (Figura 73.5); antena del macho con 11 flagelómeros; flagelómero basal serrado y segmentos funiculares restantes robustos con largas ramas dobles (Figura 73.11); hembra desconocida; Colombia y Panamá *Carletonia*
- Escudelo redondeado (Figura 73.13), bidentado o emarginado; antena máximo con 10 flagelómeros; flagelómero basal de los machos cilíndrico o pectinado, y, si hay ramas presentes, entonces solamente una por segmento (Figura 73.14) 6

- 6(5) Mesoscuto mayormente liso (Figura 73.13); flagelo antenal simple en ambos sexos; Neártico a Costa Rica ... *Pseudometagea*
- Mesosoma con fuerte esculturación areolada (Figura 73.7); flagelo antenal simple, serrado o pectinado en la hembra (Figura 73.15); siempre pectinado basalmente en el macho (Figura 73.14); Neártico y Neotrópico ... *Pseudochalcura*

- 7(4) Flagelómeros simples en ambos sexos; mesosoma amarillo o naranja con patrones marrón o negro, rara vez casi totalmente negro; cabeza negra o verde oscuro; tibia posterior con dos espolones; Neotrópico y Neártico sur *Obeza*
- Flagelómeros en la hembra serrados o lobulados (Figura 73.17); segmentos del macho pectinados (Figura 73.16) con patrón negro y naranja-rojizo; tibia posterior con una espolón; Neotrópico y Neártico occidental *Lophyrocera*

- 8(4) Procesos escudulares mucho más cortos que el escudelo (Figura 73.6); Sudamérica *Colocharis*
- Procesos escudulares largos, usualmente extendidos hasta el ápice del gaster o más allá 9

- 9(8) Surco escudoscutelar lleno con un parche denso de pelos largos, punta en forma de gancho, color dorado; procesos escudulares de la hembra anchos y aplanados o cilíndricos; procesos del macho delgados y cilíndricos; Neotrópico *Dilocantha*
- Surco escudoscutelar descubierto o máximo con unos pocos pelos esparcidos o sedas (Figura 73.10, SSS); procesos con forma variable 10

- 10(9) Procesos escudulares (en sección transversal) aplanados (Figura 12), triangular o en forma de domo (Figura 73.18); procesos formando un caparazón sobre el metasoma y estrechamente separado medialmente, o cilíndrico

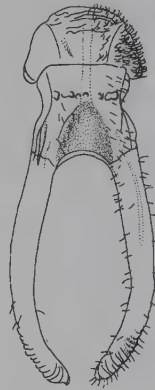


Figura 73.8

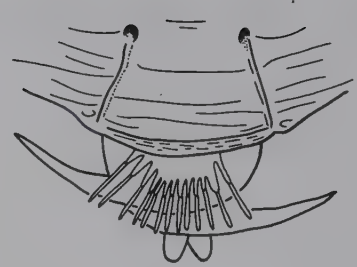


Figura 73.9

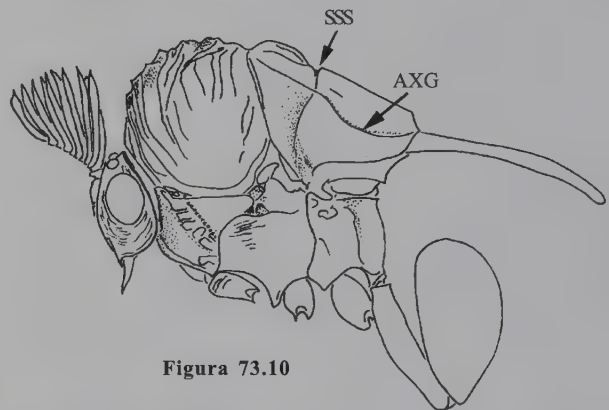


Figura 73.10

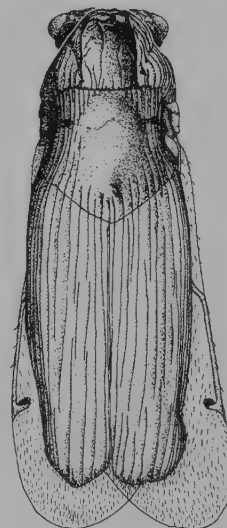


Figura 73.12



Figura 73.11



Figura 73.13

Figuras 73.8-73.13: 73.8 *Lasiokapala* sp., mesosoma (dorsal); 73.9 *Obeza* sp., partes bucales; 73.10 *Parakapala*, mesosoma (lateral); 73.11 *Carletonia* sp., ♂, antena; 73.12 *Dicoelothorax* sp., ♀, mesosoma (dorsal); 73.13 *Pseudometagea* sp., mesosoma (dorsal). AXG = surco axilular; SSS = sulco escudoscutelar.

- y ampliamente separado apicalmente pero con una base cercanamente contigua (macho de *Galearia*); macho con 10 flagelómeros **11**
- Procesos escudelares cilíndricos y ampliamente separados a lo largo de toda su longitud (Figuras 73.8, 73.22); antena del macho con 8 o 10 flagelómeros **13**

- 11(10)** Mesosoma ampliamente redondeado (Figura 73.18); procesos escudelares de la hembra en forma de domo en sección transversal y ampliamente redondeados sobre el gáster (Figura 73.18), procesos del macho apicalmente agudos con una base amplia casi contigua; cabeza muy ajustada con el mesosoma; ojo plano y a ras con la margen de la cabeza (Figura 73.18); Sudamérica *Galearia*
- Mesosoma relativamente plano o fuertemente impreso dorsalmente (Figura 73.12); procesos escudelares de ambos sexos planos o triangulares en sección transversal; cabeza articulada débilmente con el mesosoma; ojo ampliamente redondeado y ligeramente protruido **12**

- 12(11)** Procesos escudelares planos en sección transversal (Figura 73.12); propodeo sin carena marginal; ojos descubiertos; antena de la hembra con 5-6 segmentos funiculares; Sudamérica *Dicoelothorax*
- Procesos escudelares triangulares en sección transversal; propodeo marginado por una carena fuerte; ojos con sedas erectas; antena de la hembra con 8 segmentos funiculares; Sudamérica *Thoracantha*

- 13(10)** Ojos tuberculados; Neotrópico *Isomeralla*
- Ojos ampliamente redondeados (Figura 73.22) **14**

- 14(13)** Procesos escudelares cilíndricos y lisos a lo largo de gran parte de su extensión (Figura 73.8); antena de la hembra con 6-7 segmentos funiculares; segmentos basales pectinados; una maza distinguible; macho desconocido; Sudamérica *Lasiokapala*
- Procesos escudelares variadamente esculpturados, pero no lisos (Figura 73.22); antena de la hembra con 5-9 segmentos funiculares, simples o serrados; sin una maza distinguible **15**

- 15(14)** Ojos con sedas erectas; escapo largo y alcanzando al menos la parte superior del ocelo medio, pero usualmente excediendo el vértice; en el macho, flagelómero basal más de 5 veces más largo que ancho, excluyendo las ramas (Figura 73.19); procesos escudelares variadamente esculpturados que pueden ser escabriosos, circularmente estriados, estriados o con costillaje longitudinal, y cilíndricos o dorsoventralmente aplanados; Neotrópico *Lirata*
- Ojos con sedas muy cortas o desnudos; escapo no alcanza



Figura 73.14



Figura 73.15

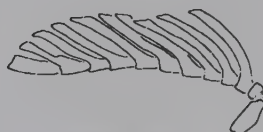


Figura 73.16

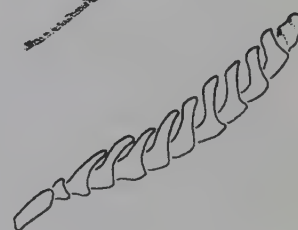


Figura 73.17



Figura 73.18

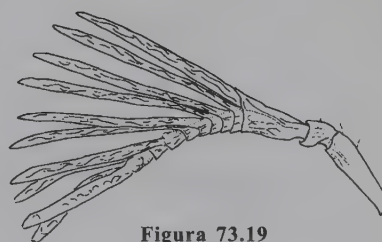


Figura 73.19

Figuras 73.14-73.19: 73.14 *Pseudochalcura* sp., ♂, antena; 73.15 *Pseudochalcura* sp., ♀, habitus (lateral). 73.16-73.17 *Lophyroceras* sp., antenas: 73.16 ♀; 73.17 ♂. 73.18 *Galearia* sp., ♀, habitus (dorsolateral); 73.19 *Lirata* sp., ♂, antena.

la parte más alta del ocelo medio; en el macho, flagelómero basalmente transverso, nunca alargado (Figura 73.20); procesos escudelaes con costillaje longitudinal (Figura 73.22) o con costillaje y rugosos en la mitad apical 16

16(15) Escudelo dorsalmente liso y brillante; cara lisa excepto por una fina reticulación alrededor del ocelo medio; cabeza —excluyendo los ojos— y cuerpo con sedas largas y erectas; ala anterior con microtriquias esparcidas y ningún fleco marginal; Sudamérica *Liratella*

- Escudelo dorsalmente con costillaje longitudinal (Figura 73.22); cara usualmente con una esculturación más equitativa, rara vez lisa; cabeza y cuerpo con sedas cortas erectas o inclinadas sobre la superficie; ala anterior moderadamente a densamente pilosa, algunas veces con diminuto fleco marginal 17

17(16) Cabeza con denso cubrimiento de finas sedas erectas o inclinadas sobre la superficie; ojos sedosos o desnudos; hembras con 9 flagelómeros; flagelómero basal 4 a 7 veces tan largo como su ancho basal; hembras con doble incisión medial sobre la margen posterior del primer tergo gastral (Gt1); palpos labiales ausentes; Sudamérica
..... *Laurella*

- Cabeza con sedas esparcidas; ojos siempre desnudos; hembras con 7 u 8 flagelómeros, rara vez con 9; flagelómero basal menos de 3 veces tan largo como su ancho basal; hembras con una sola incisión medial sobre la margen posterior del primer tergo gastral (Gt1); palpos labiales presentes o ausentes 18

18(17) Fémur posterior basalmente marrón oscuro y apicalmente amarillo; palpos labiales y maxilares pequeños e insegmentados o ausentes; antena de la hembra con 5 segmentos funiculares cortos, serrados y con una maza grande; antena del macho con ramas flagelares cortas y gruesas (Figura 73.10); surco axilular profundo y curvado medialmente (Figura 73.10, AXS); espinas escudelaes delgadas y con espaciado estrecho; Sudamérica
..... *Parakapala*

- Fémur posterior usualmente amarillo, la parte basal rara vez marrón oscuro; palpos labiales y maxilares con 2 o 3 segmentos; antena de la hembra usualmente con 7 u 8 segmentos funiculares (Figura 73.21); antena del macho con ramas flagelares largas y delgadas (Figura 73.20); surco axilular superficial y lineal; espinas escudelaes largas, robustas y ampliamente espaciadas (Figura 73.22); Neártico y Neotrópico sur *Kapala*

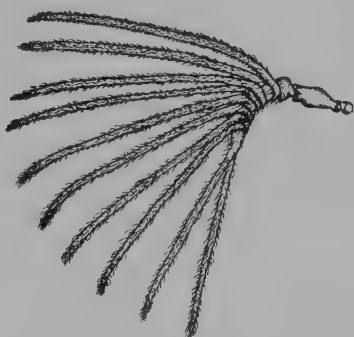


Figura 73.20



Figura 73.21

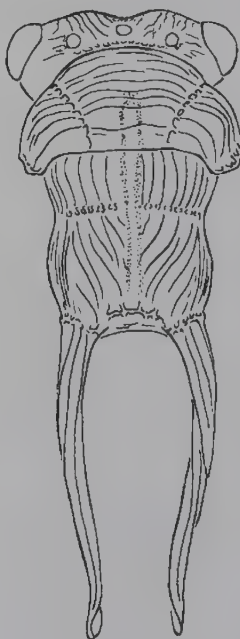


Figura 73.22

Figuras 73.20-73.22 *Kapala* sp.: 73.20 ♂, antena; 73.21 ♀, antena; 73.22 mesosoma (dorsal).

Literatura citada

- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford.
- Clausen, C. P. 1940a. The immature stages of the Eucharidae. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 42:161-170.
- Clausen, C. P. 1940b. The oviposition habits of the Eucharidae (Hymenoptera). *Journal of the Washington Academy of Sciences* 30:504-516.
- Clausen, C. P. 1941. The habits of the Eucharidae. *Psyche* 48:57-69.
- Darling, D. C. 1988. Comparative morphology of the labrum in Hymenoptera: the digitate labrum of Perilampidae and Eucharitidae (Chalcidoidea). *Canadian Journal of Zoology* 66:2811-2835.
- Darling, D. C. 1992. The life history and larval morphology of *Aperilampus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Philomidinae), with a discussion of the phylogenetic affinities of the Philomidinae. *Systematic Entomology* 17:331-339.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - a review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Heraty, J. M. 1985. A revision of the Nearctic Eucharitinae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eucharitidae). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 85:61-103.
- Heraty, J. M. 1994a. Classification and evolution of the Oraseminae in the Old World, with revisions of two closely related genera of Eucharitinae (Hymenoptera: Eucharitidae). *Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions* ROM 157:1-174.
- Heraty, J. M. 1994b. Biology and importance of two eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*, pp. 104-120, en: Williams, D. (ed.). *Exotic ants: Biology, impact and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Heraty, J. M. 2000. Phylogenetic relationships of Oraseminae. *Annals of the Entomological Society of America* 93:374-390.
- Heraty, J. M. 2002. A revision of the genera of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the World. *Memoirs of the American Entomological Institute* 68:1-359.
- Heraty, J. M. y D. C. Darling. 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 9:309-328.
- Heraty, J. M., D. P. Wojcik y D. P. Jouvenaz. 1993. Species of *Orasema* parasitic on the *Solenopsis saevissima*-complex in South America (Hymenoptera: Eucharitidae, Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 2:169-182.
- Nicolini, J. C. 1950. La avispa costurera y la tuberculosis del olivo. *Revista Agronomica, Porto Alegre* (35-36):20.
- Roberts, F. S. 1958. Insects affecting banana production in Central America. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology* 3:411-415.
- Tocchetto, A. 1942. Bicho costureiro. *Revista Agronomia, Porto Alegre* 6:587-588.
- Wheeler, W. M. 1907. The polymorphism of ants with an account of some singular abnormalities due to parasitism. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 23:1-100.
- Wojcik, D. P. 1988. Survey for biocontrol agents in Brazil - A final report, with comments on preliminary research in Argentina. *Proceedings of the Imported Fire Ant Conference* 50-62.

CAPÍTULO 74

Familia Eupelmidae

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Hembras solamente. Mesopleura alargada, con un ensanchamiento convexo, mesocoxas claramente unidas por detrás de la línea media, adyacentes a las metacoxas y lejos de las procoxas (Figuras 74.8 y 74.9); ala anterior con vena marginal conspicuamente más larga que la vena estigmal; prepecto como un esclerito plano detrás del pronoto; tarso con 5 segmentos, con el mesotarso por lo general densamente sedoso como almohadilla o con espinas ventralmente como microclavijas (Figura 74.7); flagelo usualmente con un solo anillo y siete segmentos funiculares; ojos con márgenes internas ventralmente divergentes; cercos no conspicuamente avanzados hacia adelante. Figuras 74.1, 74.2 y 74.3.

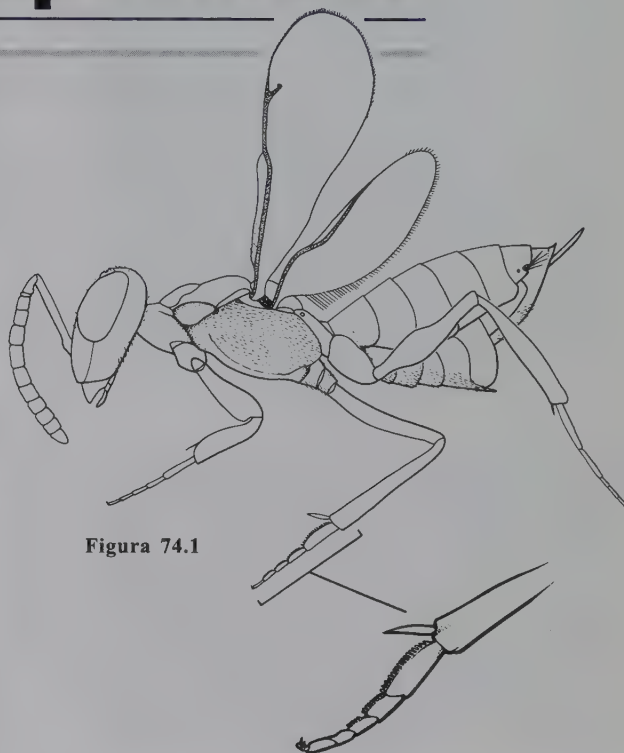


Figura 74.1

Taxonomía y filogenia

En Eupelmidae se reconocen tres subfamilias, Calosotinae, Neanastatinae y Eupelminae. Gibson (1989) plantea la hipótesis de que cada una de las subfamilias es monofilética, pero todas probablemente representan, estructuralmente, un grado parafilético; también cabe la posibilidad de la polifilia de la familia. Encyrtidae, Tanaostigmatidae y todos los eupélmidos excepto machos de Eupelminae comparten una mesopleura con expansión convexa (= acropleura), pero Gibson (1989) concluye que esta característica evolucionó independientemente un incontable número de veces en Chalcidoidea como parte de un complejo funcional relacionado con el salto (Gibson 1986). Los machos de Eupelminae no poseen ni las características derivadas de las hembras eupelminas, ni las de ambos sexos de las otras dos subfamilias y de los vecinos pteromálidos, particularmente los de la tribu Lyciscini (Cleo-

nyminae). Casi todos los machos de Lyciscini tienen un surco crenulado diferenciando un borde a lo largo de la margen posterior del escudelo, mientras que los machos eupelminos han perdido enteramente un borde escudelar marginal (Gibson 2003). Además, los machos de Lyciscini tienen la placa mesotrocantinal extendida hasta el metasterno mientras que los machos eupelminos tienen las dos placas separadas por una amplia región membranosa (esta característica requiere remoción de la mesocoxa para observación, Gibson 1989). La historia evolutiva y las relaciones de Neanastatinae son oscuras, pero Gibson (1989) propone la hipótesis según la cual Calosotinae y Eupelminae probablemente comparten un ancestro común con Cleonyminae. Gibson (1989) proporciona claves para distinguir las tres subfamilias de eupélmidos, los 8 géneros del mundo de Calosotinae y los 4 géneros de Neanastatinae; Gibson (1995) propone claves para los 33 géneros de Eupelminae del mundo. Hay cerca de 900 especies descritas para el mundo, de las cuales casi 80

son especies de Neanastatinae, 145 especies de Calosotinae y 685 especies de Eupelminae. Casi 160 especies han sido registradas en la Región Neotropical, pero estas representan una proporción muy pequeña del número real de especies de la región. Claves que incluyen especies neotropicales están disponibles solamente para *Arachnophaga* (Gahan 1943), *Lecaniobius* (Compere 1939) y *Phlebopenes* (Roman 1917).

Distribución

Todas las tres subfamilias tienen distribución mundial, pero son más ricas en las regiones con climas tropical y subtropical. Cinco géneros de Calosotinae se conocen de la Región Neotropical: *Calosota* y *Eusandalum* son géneros cosmopolitas, mientras que *Paraeusandalum* está restringido al Neotrópico y *Archaeopelma* y *Licrooides* son géneros primitivos del Nuevo Mundo, más diversos en la Región Neotropical. Los únicos géneros de Neanastatinae en el Neotrópico son *Lambdobrema*, el cual se extiende hasta Florida, y *Metapelma*, que es cosmopolita. Al interior de Eupelminae, 25 de 33 géneros se encuentran en la Región Neotropical, de los cuales 15 están restringidos a la región o, como se ha sugerido, a una invasión secundaria en la Región Neártica desde el sur. Se ha propuesto que esta diversidad resultó de una diversificación morfológica de los Eupelminae en Sudamérica cuando el continente estuvo aislado de Norteamérica y África (Gibson 1995).

Biología

Las generalizaciones acerca de la biología de los eupélmidos se basan casi completamente en especies del Hemisferio Norte. La mayoría de los Calosotinae parecen ser idiobiontes ectoparasitoides de escarabajos barrenadores de madera u otros insectos asociados con madera o con minadores en tallos de

pasto. Las especies de *Metapelma* son también ectoparasitoides de escarabajos habitantes de madera, aunque *Lambdobrema* puede ser un parasitoide de huevos de grillos (Orthoptera: Grylloidea) y, como caso excepcional, el género *Neanastatus* es un parasitoide primario o secundario de moscas formadoras de agallas (Diptera: Cecidomyiidae). El espectro de hospederos de Eupelminae es muy diverso y refleja una diversidad mucho más grande de especies. La mayoría de los eupélmidos son probablemente ectoparasitoides primarios o secundarios de larvas y pupas de una amplia diversidad de insectos holometábolos; no obstante, algunas especies son endoparasitoides o predadores de insectos y huevos de araña.

Se piensa que el parasitismo de escarabajos barrenadores de madera es la biología primitiva para todas las tres subfamilias de los eupélmidos que poseen espículas protibiales dorsoapicales, sin tener en cuenta la biología de su hospedero. Tales espículas son características de muchos calcidoideos parasitoides de insectos barrenadores de madera, y su presencia en eupélmidos que poseen otros hospederos sugiere la retención de una característica ancestral. Aunque el rango de hospederos de especies individuales se conoce pobremente, los Eupelminae tienden a ser polífagos, y aceptan diversos hospederos en un nicho ecológico particular o microhábitat. Gibson (1995) plantea la hipótesis en la que polifagia, hiperparasitismo y voracidad larval, características de muchos Eupelminae, fueron objeto de selección en la evolución del grupo. Aún las hembras de Eupelminae con alas completas son generalmente pobres voladoras y por consiguiente tienen menor potencial que la mayoría de otros competidores para localización de nuevas poblaciones de hospederos. La reducción en la habilidad para volar se correlaciona con modificaciones estructurales para reforzar el salto (Gibson 1986) y probablemente explica la relativamente común braquiptería de hembras en Eupelminae. Diecisiete de los géneros reconocidos consisten solamente de o poseen al menos algunas especies con hembras braquipteras (Gibson 1995).

Clave para las subfamilias de Eupelmidae

- 1 Pronoto grande, subtriangular y uniformemente esclerotizado (Figura 74.4); mesotarso con una sola fila de microclavijas a lo largo de la margen ventral anterior de los segmentos tarsales (Figura 74.7); mesosterno con margen posterior terminando en la base de las mesocoxas (Figura 74.8) **Metapelmatinae**
- Pronoto transverso-rectangular a pentagonal (Figura 74.5) o dividido medialmente por una sutura longitudinal o línea blanca (Figura 74.6); mesotarso sin clavijas o con un arreglo diferente de clavijas; mesosterno con una pequeña región membranosa en frente de cada coxa (Figura 74.9, mem) o coxa rotada anteriormente hacia fuera de la fosa (Figura 74.2)..... 2
- 2 Ambos sexos: mesoscudo con claras esquinas anterolaterales como hombros posteriores al pronoto (Figura 74.5) y pronoto uniformemente esclerotizado y convexo o plano; especímenes con notaulos subparalelos o líneas en forma de V (Figura 74.5, not) y completamente alados **Calosotinae**
- Hembras solamente: mesoscudo carece de estructuras a manera de hombros detrás del pronoto (Figura 74.6) y/o

pronoto casi siempre dividido longitudinalmente por sutura o línea blanca y frecuentemente deprimido medial-

mente (Figura 74.6, fur); espécimen con notaulos como surcos en forma de V completamente alados ... **Eupelminae**

Figura 74.2



Figura 74.3



Figura 74.4



Figura 74.5

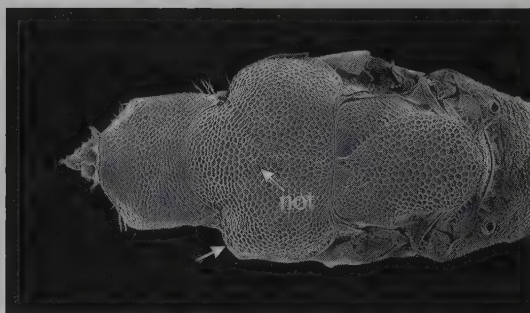


Figura 74.6



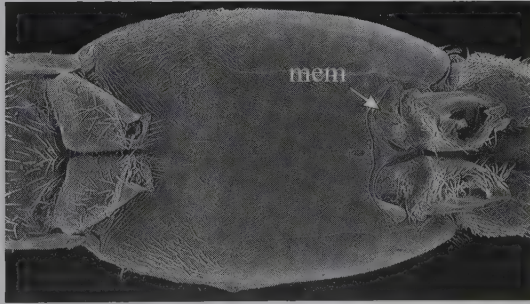
Figura 74.7



Figura 74.8



Figura 74.9



Literatura citada

- Compere, H. 1939. The black scale, *Saissetia oleae* (Bern.), in South America. *University of California Publications in Entomology* 7:75-90.
- Gahan, A. B. 1943. Revisions of two genera of chalcid-flies belonging to the family Eupelmidae from North and South America. *Proceedings of the United States National Museum* 94:339-369.
- Gibson, G. A. P. 1986. Mesothoracic skeletomusculature and mechanics of flight and jumping in Eupelminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *The Canadian Entomologist* 118:691-728.
- Gibson, G. A. P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 149:1-121.
- Gibson, G. A. P. 1995. Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Memoirs on Entomology, International* 5:1-421.
- Gibson, G. A. P. 2003. Phylogenetics and classification of Cleonyminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). *Memoirs on Entomology, International* 16:1-339.
- Roman, A. 1917. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen entomologischen Reise des Herrn Dr. A. Roman in Amazonas 1914-1915. 3. Hymenoptera. 2. Chrysididae und Chalcididae (pars). *Arkiv för Zoologi* 12:1-30.

CAPÍTULO 75

Familia Tanaostigmatidae

J. La Salle

Diagnosis

Longitud del cuerpo 0.7 a 3.8 mm, robusto, color usualmente negro a marrón o amarillo, rara vez metálico. Cabeza casi siempre más ancha que alta, clípeo bilobulado; antena con 2 anillos y 6 segmentos funiculares (rara vez 3 anillos y 5 segmentos funiculares), funículo del macho algunas veces ramificado. Prepecto grande, claramente ensanchado y redondeado anteriormente (Figura 75.6, *pre*), fácilmente visible en vista dorsal como prominentes «hombros» en los costados del mesosoma (Figura 75.4, *pre*); notaulos presentes, sinuosos, usualmente convergen en la línea media del mesoscudo (Figura 75.4, *not*); mesoscudo y

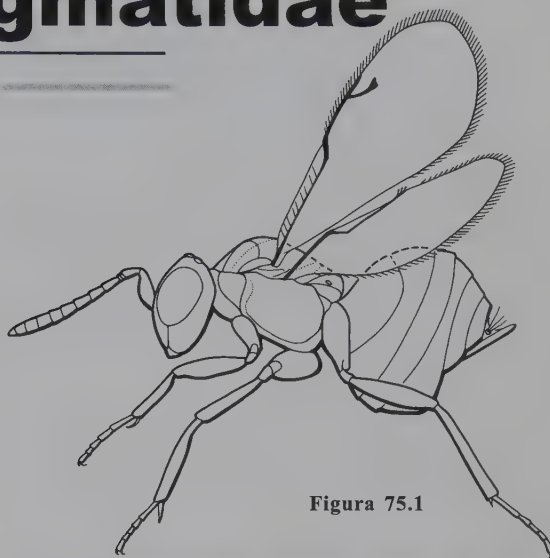


Figura 75.1

escudelo unidos por una membrana flexible; mesopleura grande, convexa, más larga que alta (Figura 75.6). Coxa media grande, sub-esférica, unida cerca de la margen posterior de la mesopleura; tibia media con espolón grande. Ala anterior con vena marginal más larga que las venas postmarginal y estigmal. Figura 75.1.

Clasificación y distribución

Los tanaostigmátidos son un grupo pequeño cuyas especies no se coleccionan frecuentemente por el colector general. Estas avispas se encuentran en los trópicos y en algunos casos en las regiones subtropicales del mundo, con mayor presencia en el Neotrópico. De los ocho géneros reconocibles, 4 están restringidos al Nuevo Mundo, 3 al Viejo Mundo, y *Tanaostigmodes* con presencia en el Nuevo Mundo (LaSalle 1987), África, India (Lateef *et al.* 1985) y Australia (Bouček 1988). Hay 92 especies descritas (Noyes 1998), de las cuales 74 son del Nuevo Mundo, donde su rango va desde el sur de los Estados Unidos al norte de Argentina (LaSalle 1987). Sin embargo, aún hay muchas especies sin describir, especialmente en los trópicos.

Los Tanaostigmatidae son una familia bien definida, con excepción del género japonés *Cynipencyrtus*, que fue transferido a Tanaostigmatidae por LaSalle y Noyes (1985); sin embargo, no todos los autores están convencidos de su pertenencia a ésta familia (Gibson 1989). Los tanaostigmátidos están relacionados con Encyrtidae y Eupelmidae, familias que presentan una mesopleura ensanchada, convexa (Figura 75.6), la pata media con un espolón tibial grande y una fila de espinas como estaquitas sobre el basitarso. Tradicionalmente se considera a los tanaostigmátidos más relacionados con Eupelmidae que con Encyrtidae, y ocasionalmente han sido ubicados como una subfamilia de los Eupelmidae (Gibson *et al.* 1999). Sin embargo, ahora se consideran más vecinos de Encyrtidae que de Eupelmidae (LaSalle 1987; Gibson 1989). Diferencias entre encértidos y tanaostigmátidos se dan en LaSalle y Noyes (1985), y LaSalle (1987).

Biología

Los tanaostigmátidos se encuentran primariamente en lugares de baja a mediana altitud, desde el nivel del mar hasta cerca de los 1.500 metros. La mayoría de las especies son aparentemente fitófagas, usualmente como formadoras de agallas o como inquilinas en las agallas hechas por otros insectos. Aunque muchas especies han sido colectadas en agallas, tan solo se conocen datos de biología para muy pocas especies. La mayoría están asociadas con arbustos leñosos y árboles de la familia Fabaceae, aunque se conocen otras plantas hospederas (Cuadro 75.1). Algunas especies de *Tanaostigmodes* son aparentemente fitófagas en las semillas de Fabaceae. Por ejemplo, la especie India *Tanaostigmodes cajaninae* infesta semillas de *Cajanus cajan* así como varias otras legumbres (Lateef *et al.* 1985), y en el Nuevo Mundo *T. haematoxyli* ataca las semillas de *Haematoxylon*. El género japonés *Cynipencyrtus* es un parasitoide en agallas formadas por Cynipidae.

Weekley (2000) provee información biológica detallada para *Tanaostigmodes pithecellobiae* en Florida, un formador de agallas en *Pithecellobium keyense* (Fabaceae). Las especies fueron originalmente reportadas por atacar más de una planta hospedero (LaSalle 1987), pero actualmente han sido presentados por Weekley (2000) como monófagas.

Las especies son multivoltinas y producen pequeñas agallas sobre las hojas de las plantas hospedero. Los huevos se colocan sobre la superficie inferior de los folíolos en la primera semana después de la germinación; la agalla se forma paralelamente con el desarrollo de los folíolos. Puesto que *P. keyense* produce nuevas acreencias a lo largo de la estación lluviosa, es posible el solapamiento de varias generaciones *T. pithecellobiae* en el año.

El tiempo de desarrollo para los formadores de agallas varía dependiendo del tiempo de oviposición. Las agallas iniciadas a comienzos o a mitad de la estación lluviosa pueden producir adultos en escasas 14 semanas; las agallas iniciadas a mitad de o al final de la estación pueden experimentar diapausa larval; de esta manera, se evita la emergencia de los adultos en temporada seca, cuando no es posible un adecuado desarrollo de la oviposición, y no se producen adultos hasta la siguiente estación lluviosa. Otro probable inductor de agallas es *Tanaostigmodes albiclavus* en agallas de tallo sobre *Mimosa biuncifera* en el suroeste de EEUU y el noroeste de México, puesto que se cree que el habitante cinipoideo (*Myrtopsen*) de estas agallas es parasitoide.

Aunque se ha asumido generalmente que la mayoría de Tanaostigmatidae inician la formación de agallas, parece que el inquilinismo puede ser más común lo que se sospecha. En Brasil *Tanaostigmodes fernandesi* ha sido reportado como un inquilino en agallas formadas por unos cecidómidos (Diptera) sobre *Machaerium* (Fernandes *et al.* 1987;

LaSalle 1987). Las agallas que contenían los tanaostigmátidos eran grandes y presentaban forma y consistencia diferente a las agallas normales de los cecidómidos. Las larvas de cecidómidos nunca fueron encontradas en agallas con *T. fernandesi*, y se presumió que estas eran aniquiladas por las larvas inquilinas, las cuales se apropiaban de las agallas.

En Costa Rica parece ocurrir una situación similar con *Tanaostigmodes gracilis*; la larva de esta especie se localiza en la periferia de la agalla, modificando la forma inicial de la agalla (Hanson, P., comunicación personal, Cuadro 75.1). *Tanaostigma coursetiae* ha sido encontrada como inquilina en agallas de psílidos (Hemiptera) sobre *Lonchocarpus* (P. Hanson, comunicación personal).

Se ha publicado poco sobre los estados inmaduros de Tanaostigmatidae. Dozier (1932) ilustra la larva y pupa de *Tanaostigmodes haematoxyli*, y establece apenas que la larva posee 13 segmentos, con los tres segmentos anteriores claramente más anchos que los restantes, y de un color blanco pálido y cremoso. El huevo ovárico de *Tanaostigmodes albiclavus* fue descrito por LaSalle y LeBeck (1983) como de apariencia encirtiforme. Los huevos encirtiformes consisten en dos vejigas conectadas por un tubo estrecho. Se piensa que esta estructura ayuda a la respiración de los huevos depositados y los ancla a su hospedero. Los huevos de este tipo son típicos de Encyrtidae, por lo que esta característica ha inducido a autores a considerar tanaostigmátidos como vecinos de los encirtidos.

Importancia económica

Solamente un caso de tanaostigmátidos con importancia económica se conoce del Nuevo Mundo. Dozier (1932) informa sobre la biología de *Tanaostigmodes haematoxyli*, especie que en ese momento infestaba severamente semillas de *Haematoxylon campechianum* (Fabaceae) en Haití. Esta planta («campeche») era utilizada en la industria de tintes, y era también la principal planta mielera de la isla en ese tiempo. *T. haematoxyli* causó un daño tan extensivo a las cubiertas de las semillas que en algunas áreas esto impidió la siembra natural (propagación) de este árbol. Fuera del Neotrópico, *T. cajaninae* es una plaga que daña semillas de *Cajanus cajan* (Fabaceae).

Identificación

Las especies de Tanaostigmatidae del Nuevo Mundo son revisadas en LaSalle (1987), quien incluye claves para todos los géneros y especies. La siguiente clave se basa en dicho trabajo.

Cuadro 75.1. Géneros de Tanaostigmatidae presentes en el Neotrópico, su distribución, número de especies descritas, y biología. También están incluidas la mayoría de las especies neotropicales que han sido colectadas. Basado en LaSalle 1987; Noyes 1998; Hanson, P., comunicación personal.

Géneros Especies	Distribución	# spp.	Biología
<i>Microprobolos</i>	Méjico a Brasil	1	Desconocida
<i>Minapis</i>	Argentina	1	<i>M. nigra</i> colectados en agallas globosas de tallo sobre <i>Scutia buccifolia</i> (Rhamnaceae)
<i>Tanaoneura</i>	Neotrópico	11	Varias (no listadas) forman agallas sobre <i>Inga</i> (Fabaceae)
<i>T. aurifer</i>			De agallas sobre <i>Calliandra</i> (Fabaceae)
<i>T. matamata</i>			De semillas de <i>Eschweilera matamata</i> (Lecythidaceae)
<i>Tanaostigma</i>	s. EEUU a Brasil, Caribe	11	De agallas sobre Fabaceae (mayormente Papilionoideae)
<i>T. bennetti</i>			De agallas sobre <i>Machaerium robinifolium</i>
<i>T. chapadae</i>			De agallas globosas de tallo sobre <i>Machaerium</i>
<i>T. coursetiae</i>			En agallas foliares de <i>Euphalarus certus</i> (Psyllidae) sobre <i>Lonchocarpus oliganthus</i> ; también colectados de agallas en ovarios de <i>Willardia mexicana</i>
<i>T. gahani</i>			De agallas sobre semillas de <i>Canavalia</i> , <i>Cratylia</i> , <i>Inga</i>
<i>T. slossonae</i>			De agallas en vainas de <i>Galactia</i> spp.
<i>Tanaostigmodes</i>	s. EEUU a Argentina, Caribe, Viejo Mundo	49	Formadores de agallas o inquilinos, usualmente sobre Fabaceae, sobre Polygonaceae
<i>T. basilaris</i>			De semillas de <i>Triplaris</i> (Polygonaceae)
<i>T. coeruleus</i>			De agallas globosas de tallo sobre <i>Prosopis</i> spp.
<i>T. fernandesi</i>			Inquilinos en agallas de <i>Anadiplosis</i> (Cecidomyiidae) sobre <i>Machaerium aculeatum</i>
<i>T. gracilis</i>			Inquilinos en agallas foliares sobre <i>Zygia longifolium</i> , y posiblemente en agallas foliares de Cecidomyiidae sobre <i>Inga vera</i>
<i>T. haematoxyli</i>			De semillas y agallas foliares sobre <i>Haematoxylon</i>
<i>T. ringueleti</i>			De agallas globosas de tallo sobre <i>Calliandra bicolor</i>
<i>T. triplaris</i>			De agallas sobre <i>Triplaris</i> (Polygonaceae)
<i>T. trotteri</i>			De agallas sobre <i>Belaira mucronata</i>
<i>T. viridis</i>			De agallas sobre <i>Prosopis strombulifera</i>

Clave para géneros neotropicales de Tanaostigmatidae

- 1 Ala anterior con áreas fuertemente contrastantes marrón oscuro y hialinas (Figura 75.10); propodeo largo, sin carena media o pliegue (plica), su longitud hasta el espiráculo equivale a 6 veces el diámetro de este (Figura 75.7) *Minapis*
- Ala anterior hialina, o como máximo débil y uniformemente enfuscada (Figuras 75.8, 75.12); propodeo usualmente más corto (Figuras 75.4, 75.5), si es algo alargado entonces el pliegue (plica) está presente 2
- 2(1) Sedas blancas grandes y aplanadas presentes en la cabeza y/o mesosoma (Figura 75.5) o si tales sedas están ausentes entonces todos los segmentos funiculares claramente más anchos que largos (Figura 75.11) y vena estigmal delgada, recta o solo ligeramente curva y más o menos perpendicular a la vena postmarginal (Figura 75.12) *Tanaostigma*
- Sin sedas blancas grandes aplanadas (Figuras 75.2 a 75.4, 75.6); segmentos funiculares no todos claramente más anchos que largos (Figura 75.9); vena estigmal variada, si es recta y perpendicular a la vena postmarginal entonces el estigma claramente ensanchado 3
- 3(2) Cara y frente sin grandes puntos sedíferos (Figura 75.3) *Tanaostigmodes* (mayoría)
- Cara y frente con grandes puntos sedíferos (Figura 75.2) 4
- 4(3) Propodeo con fuerte carena media y pliegues (plicas) fuertes, los cuales convergen y se reúnen medialmente antes de la margen posterior del propodeo *Microprobolos*
- Propodeo no como arriba; si los pliegues (plicas) están presentes, entonces estos son paralelos y no se reúnen medialmente 5
- 5(4) Proyección interantenal presente y prominente (Figura 75.2); antena con segmentos funiculares 1 a 5, y usualmente también el 6, claramente más largos que anchos *Tanaoneura*
- Con proyección interantenal muy pequeña o ausente, o con al menos varios segmentos funiculares no claramente más largos que anchos *Tanaostigmodes* (pocos)

Figura 75.2



Figura 75.4



Figura 75.6

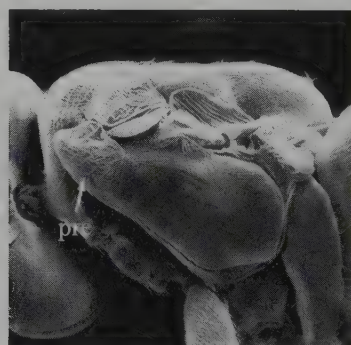


Figura 75.3

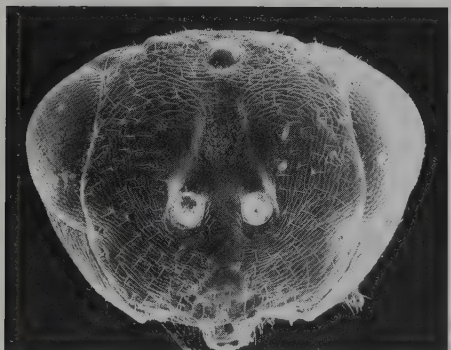


Figura 75.5

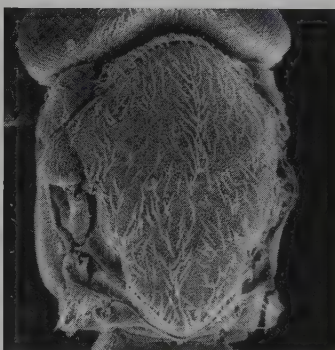


Figura 75.7



Figuras 75.2 a 75.7 (todas hembras): 75.2 *Tanaoneura hirticoxa*, cabeza; 75.3 *Tanaostigmodes albiclavus*, cabeza. 75.4-75.7 mesosoma: 75.4 *Tanaostigmodes albiclavus* (dorsal); 75.5 *Tanaostigma stanleyi* (dorsal); 75.6 *Tanaostigmodes albiclavus* (lateral); 75.7 *Minapis nigra* (dorsal).

Figura 75.8

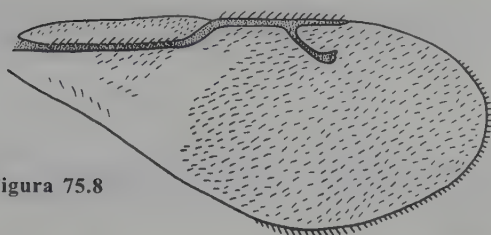


Figura 75.9

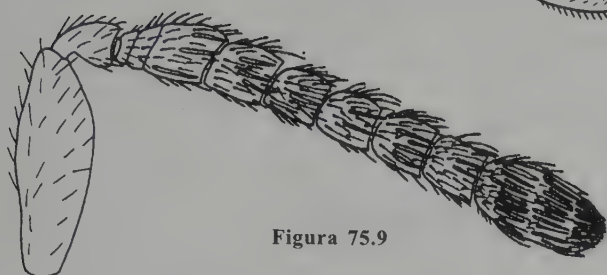


Figura 75.10

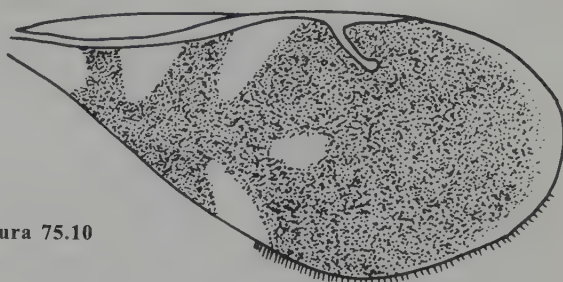


Figura 75.11

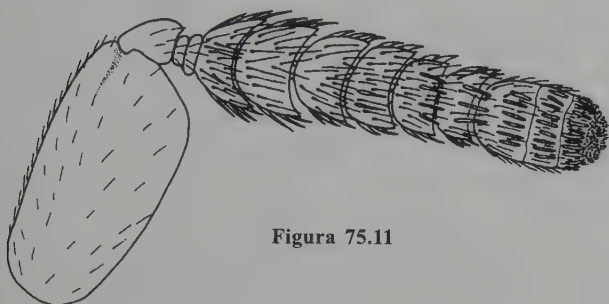
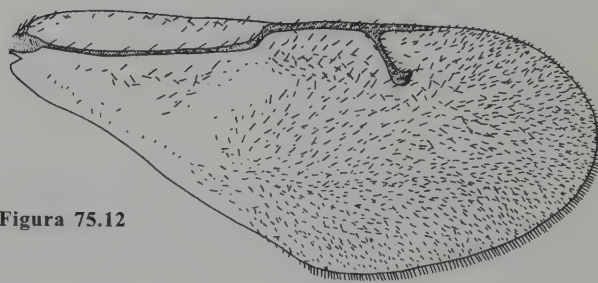


Figura 75.12



Figuras 75.8 a 75.12 (todas hembras): **75.8** *Tanaostigmodes albiclavus*, ala anterior. **75.9** *Tanaostigmodes albiclavus*, antena; **75.10** *Mynapis nigra*, ala anterior; **75.11** *Tanaostigma stanleyi*, antena; **75.12** *Tanaostigma slossonae*, ala anterior.

Literatura citada

- Bouček, Z. 1988. *Australian Chalcidoidea (Hymenoptera): A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford.
- Dozier, H. L. 1932. Two important West Indian seed-infesting chalcid wasps. *Journal of the Department of Agriculture of Puerto Rico* 16:103-112.
- Fernandes, G. S., R. P. Martins y E. Tameiro Neto. 1987. Food web relationships involving *Anadiplosis* sp. Galls (Diptera: Cecidomyiidae) on *Machaerium aculeatum* (Leguminosae). *Revista Brasileira de Botânica* 10:117-123.
- Gibson, G. A. P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 149:1-121.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 18:87-124.
- LaSalle, J. 1987. New World Tanaostigmatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Contributions of the American Entomological Institute* 23(1):1-181.
- LaSalle, J. y L. M. LeBeck. 1983. Presence of encirtiform eggs in Tanaostigmatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 85:397-398.
- LaSalle, J. y J. S. Noyes. 1985. New family placement for the genus *Cynipencyrtus* (Hymenoptera: Cynipoidea: Tanaostigmatidae). *Journal of the New York Entomological Society* 93(4):1261-1264.
- Lateef, S. S., W. Reed y J. LaSalle. 1985. *Tanaostigmodes cajaninae* LaSalle n.sp. (Hymenoptera: Tanaostigmatidae), a potential pest of pigeon pea in India. *Bulletin of Entomological Research* 75:305-313.
- Noyes, J. S. 1998. *Catalogue of the Chalcidoidea of the world*. CD-ROM. Expert Center for Taxonomic Information, Amsterdam.
- Weekley, C. 2000. The natural history of *Tanaostigmodes pithecellobiae* (Hymenoptera: Tanaostigmatidae), a gall-maker on blackbead (*Pithecellobium keyense*). *Florida Entomologist* 83:31-41.

CAPÍTULO 76

Familia Encyrtidae

J. S. Noyes

Diagnosis

Aproximadamente entre 0.5 y 3.0 mm de longitud; ala anterior con una línea calva (lc) bien definida (una área desnuda y oblicua desde la unión de la vena marginal y la vena estigmal hasta la margen del ala posterior) (Figuras 76.2, 76.3); mesopleura mas o menos uniformemente convexa, no oblicua, dividida en dos partes y en vista lateral ocupa más de la mitad del mesosoma (Figura 76.5); coxas medias insertadas al nivel o delante de la línea media de la

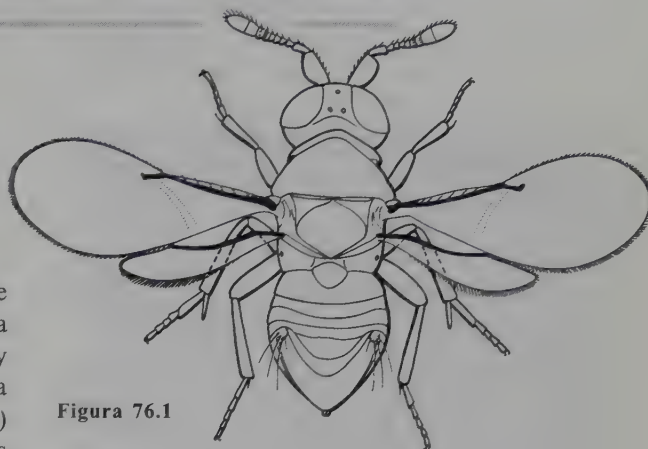


Figura 76.1

mesopleura (Figura 76.5); placas cercales proyectadas hacia la parte anterior del gáster (Figura 76.4), a veces incluso en la mitad anterior. Habitus, Figura 76.1.

Filogenia

La familia es considerada un grupo monofilético, pero sus relaciones con otros taxones dentro de Chalcidoidea son inciertas (Gibson 1989; Gibson *et al.* 1999). Al parecer, es más probable que Encyrtidae pertenezca al mismo linaje en el que se encuentran Eupelmidae y Tanaostigmatidae; con Eupelmidae a un nivel de categoría de taxón y con Tanaostigmatidae considerado el grupo hermano de Encyrtidae (Gibson 1989; Gibson *et al.* 1999). Tanaostigmatidae puede ser un grupo parafilético con respecto a Encyrtidae con la ubicación de un género, *Cynipencyrtus*, dentro de Tanaostigmatidae, que es contencioso (LaSalle y Noyes 1985 y Gibson 1989).

Hay una remota posibilidad de que la familia Encyrtidae realmente pertenezca al mismo linaje de Pteromalidae, Eunotinae (y quizás también Aphelinidae) por la presencia del siguiente estado de carácter: la parte superior de los brazos sensoriales se encuentra entre la frente y el vértice, y entre los tórulos y el margen más interno del ojo en lugar del margen real del ojo.

Taxonomía

Ashmead (1900) trató a Encyrtidae como una familia separada dentro de Chalcidoidea y reconoció a las subfamilias Encyrtinae, Eupelminae y Signiphorinae. Estas subfamilias actualmente son consideradas como familias.

Actualmente, la clasificación de la subfamilia Encyrtinae es equivalente a Encyrtidae, como recientemente se ha considerado. Dentro de Encyrtinae, Ashmead reconoció cuatro tribus (equivalente a subfamilias bajo la presente clasificación), Ectromini, Encyrtini, Mirini y Arrhenophagini. Ashmead (1900), encontró esta clasificación algo incoherente y dividió la familia de varias maneras, pero generalmente reconoció sólo dos o quizás tres subfamilias (Encyrtinae, Arrhenophaginae y Antheminae) (Tachikawa 1963; Kerrich 1967; Trjapitzin 1973a); todas las especies fueron incluidas en Encyrtinae. Los Encyrtinae fueron además subdivididos por Tachikawa (1963) y Kerrich (1967) en tres tribus, en tanto que Erdős y Novicky (1955) la dividieron en 15, e incluso Hoffer (1955) propone 20. La clasificación de varias subfamilias y tribus ha sido resumida por Trjapitzin

(1973a, b) quién también propuso una clasificación completamente nueva en la que reconoce sólo dos subfamilias: Encyrtinae y Tetracneminae. Esta división es más práctica porque para clasificarlos distribuyó la familia en grupos de tamaño conveniente.

Las dos subfamilias actualmente reconocidas probablemente son monofiléticas, aunque Encyrtinae puede ser parafilética con respecto a Tetracneminae (Noyes y Hayat 1994). La monofilia de Tetracneminae se evidencia por la presencia de un filamento estrecho y esclerotizado (paratergo) el cual retiene la conexión de las placas externas del ovipositor con el noveno terguito abdominal y por la fusión inmóvil de la tercera válvula del segundo valvífer. En algunos grupos los paraterguitos se interrumpen, a veces se ensanchan, pero se piensa que esta condición es secundaria. Muy pocos taxones pueden tener la tercera válvula libre y articulada con el segundo valvífer, pero también se piensa que esta es una condición secundaria.

En todos los Encyrtinae las placas externas del ovipositor son ampliamente más triangulares, separadas del noveno tergo abdominal, y se conectan en la región apical del sintergo (fusión de los tergos abdominales 9+10) através de una membrana débil. En la mayoría de Encyrtinae, la tercera válvula generalmente es móvil y está articulada con el segundo valvífer, pero en taxones donde se hallan fusionados e inmóviles, se considera una condición secundaria derivada. La separación de las dos subfamilias es difícil, pero Tetracneminae puede ser diferenciada de Encyrtinae teniendo en cuenta la combinación de los siguientes caracteres:

- **Tetracneminae:** línea calva con sedas marginales similares, más o menos de tamaño igual (Figura 76.2); *filum spinosum* muy rara vez no desarrollado (Figura 76.2). En la hembra las placas externas del ovipositor relativamente delgadas y la parte apical afilada, pero cada una se proyecta en un filamento estrecho que se conecta con el paraterguito cerca del ápice del sintergo; el ápice del hipopigio siempre alcanza una pequeña parte del ápice del sintergo (de vez en cuando, si el espécimen ha sido preservado en alcohol y el gáster se contrae como resultado del secado al aire, puede parecer que el hipopigio no alcanza el ápice del sintergo); el gonostilo (tercera válvula), solo en muy pocas excepciones, inmóvil y fusionado al segundo valvífer.

- **Encyrtinae:** línea calva principalmente con sedas marginales diferenciadas, éstas son más largas a lo largo del margen proximal (Figura 76.3); *filum spinosum* normalmente presente (Figura 76.3, *fsp*). En la hembra las placas externas del ovipositor ampliamente triangulares y en la región apical truncas (aunque a veces con una proyección lateral alargada y delgada por ejemplo en Quadrencyrtini) completamente separadas del sintergo; ápice del hipopigio generalmente no alcanza el ápice del gáster, sólo en muy pocas ocasiones

se extiende y sobrepasa el ápice del sintergo; en muy pocas excepciones gonostilo libre y articulado con el segundo valvífer.

En el trabajo realizado por Trjapitzin (1989), 13 tribus son reconocidas dentro de Tetracneminae y 34 dentro de Encyrtinae. En esta clasificación, dos de las tribus ubicadas previamente en Encyrtinae (Quadrencyrtini y Oriencyrtini) (Trjapitzin 1973b) fueron transferidas a Tetracneminae. Esta ubicación fue apoyada por la presencia de paraterguitos (Sharkov 1988). Los géneros incluidos en el estudio a partir de material montado en láminas indican que los llamados paraterguitos presentes en estos taxones, no son homólogos con aquellos encontrados en Tetracneminae. Todo parece indicar que los géneros incluidos en Quadrencyrtini y Oriencyrtini están más cercanamente relacionados con *Aphycoides*, el cual fue incluido por Trjapitzin (1989) y Noyes y Hayat (1994) en Encyrtinae, tribu Microterytini; por consiguiente, estas dos tribus, según se considera aquí, pertenecen a Encyrtinae. Desafortunadamente, la ubicación de taxones dentro de esta clasificación es muy difícil, porque muy pocas de las tribus están claramente definidas por caracteres morfológicos, aunque Noyes y Hayat (1994) reconocieron siete subfamilias en Tetracneminae y mejoraron las diagnós de las tribus. Estos autores también sugirieron reconocer pocas subfamilias en Encyrtinae.

Tan solo dos especies fósiles de encértidos han sido descritas del ámbar de Ucrania del Eoceno tardío (Simutnik 2001, 2002), aunque se conoce que muchos especímenes están presentes en ámbar báltico y dominicano.

Biología y distribución

Casi todas las especies que pertenecen a Tetracneminae son cenobiontes endoparasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Algunas especies de *Acerophagoides* y *Anagyrus* han sido criadas como parasitoides de Eriococcidae (Noyes 2000; Trjapitzin 1989), aunque pocas especies australianas de *Anagyrus* han sido reportadas como parasitoides de larvas de coccinélidos que producen una secreción cerosa, por ejemplo especies de *Telsimia* (Noyes y Hayat 1984).

La mayoría de las especies son solitarias, aunque se conocen casos de parasitismo gregario (Moursi 1948a, b; Boussienguet 1988). Excluyendo los parasitoides y predadores de huevos, todas las especies de Encyrtinae son también cenobiontes, endoparasitoides de otros artrópodos. Los parasitoides gregarios y solitarios son comunes y es probable que muchas especies sean gregarias facultativas, por ejemplo *Metaphycus*. Se conoce que más de 160 familias de artrópodos pueden ser hospederos para esta subfamilia,

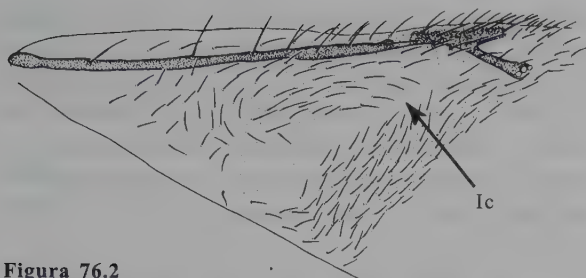


Figura 76.2

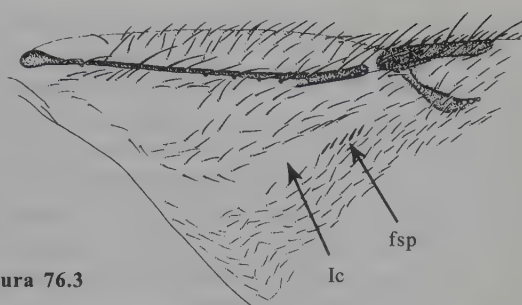


Figura 76.3

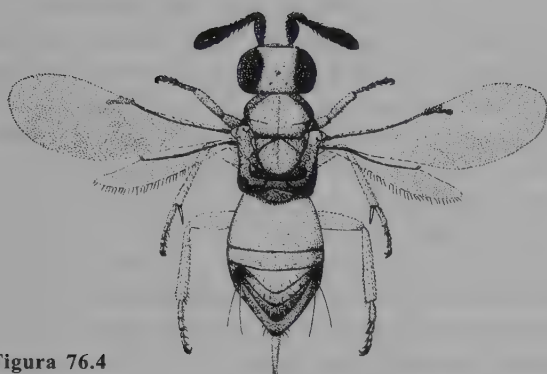


Figura 76.4



Figura 76.5

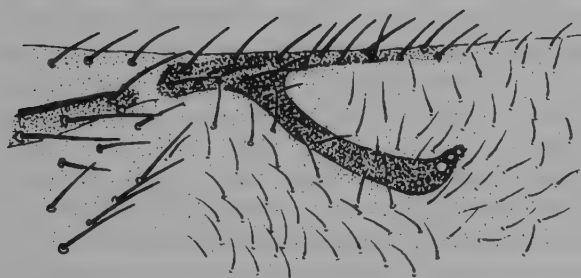


Figura 76.6

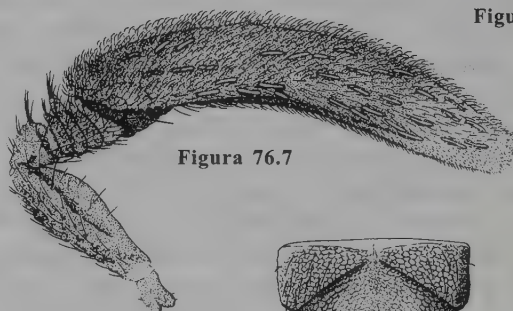


Figura 76.7



Figura 76.9



Figura 76.8

Figura 76.10

Figura 76.11



Figuras 76.2-76.11: 76.2 *Aesaria perseus* Noyes y Woolley, ♀, base del ala anterior; 76.3 *Aphycoides clavellatus* (Dalman), ♂, base del ala anterior; 76.4 *Mariola* sp., ♀; 76.5 *Ooencyrtus* sp., cuerpo; 76.6 *Aenasius advenus* Compere, venación del ala anterior; 76.7 *A. maplei* Compere, ♂, antena; 76.8 *Anagyrus pseudococci* (Girault), ♂, antena; 76.9 *Cheiloneurus swezeyi* Ashmead, hembra, escudelo y axila; 76.10 *C. inimicus* Compere, ♂, antena; 76.11 *Chrysoplatycerus ferrisi* Timberlake, base del ala anterior. fsp = *filum spinosum*; lc = *línea calva*.

aunque alrededor de la mitad de las especies han sido criadas en hospederos, particularmente insectos, como Coccidae y Diaspididae. Las especies de un género (*Ixodiphagus*) son también parasitoides de garrapatas (Ixodidae) y una especie (*Globulencyrtus politus*) ha sido criada en ácaros Oribatidae (Acarina). La mayoría de los hospederos pertenecen al grupo de insectos holometábola, principalmente Lepidoptera, Diptera y Coleoptera. Es muy probable que los encírtidos ataquen estos grupos porque la mayoría de sus especies se encuentran en los bosques tropicales.

Los hiperparasitoides son particularmente comunes en la tribu Ectromatini (= Cheiloneurini) que pertenece a Encyrtinae; esta tribu, en particular, es hiperparasitoide de otros Chalcidoidea y de Encyrtidae, que es parasitoide primario de otros insectos. El parasitismo de huevos de otros artrópodos no es raro en por lo menos 18 géneros reportados de Encyrtidae. Todos pertenecen a Encyrtinae, pero ellos probablemente no conforman un grupo monofilético. El género mejor conocido que incluye parasitoides de huevos es *Ooencyrtus*, aunque varias especies actualmente ubicadas dentro de este género son parasitoides de orugas o hiperparasitoides de Dryinidae. *Tyndarichus* ha sido reportado como hiperparasitoide de huevos. La predación de huevos solo ha sido reportada en *Microterys*: algunas de sus especies han sido registradas como predadoras de huevos de Coccidae (Hemiptera). Géneros de Copidosomatini son parasitoides poliembriónicos de huevo-larva y parasitan varios grupos de Lepidoptera.

El grado de especificidad de los hospederos de encírtidos es desconocido, pero al parecer algunas especies son capaces de desarrollarse con éxito en varios hospederos diferentes. Por ejemplo, *Leptomastix dactylopii* ha sido reportada en más de 20 especies de cochinillas (Noyes y Hayat 1994), *Metaphycus flavus* ha sido registrada en más de 35 especies de hospederos (Guerrieri y Noyes 2000) y *Copidosoma floridanum* parece ser capaz de parasitar los estados inmaduros de cualquier especie de polilla noctuida de la subfamilia Plussinae (Noyes 1988). Por otro lado, *Gyransoidea tebygi*, al parecer, parasita un hospedero específico (Willink y Moore 1988; Narasimham y Chacko 1988) de igual manera que *Neodusmetia sangwani* (Noyes 2000). Un gran número de especies ha sido registrado como parasitoide de un único hospedero; en la mayoría de los casos aceptan a otros hospederos, pero no se ha evaluado si el desarrollo es exitoso. Sin embargo, se presume que muchos grupos de encírtidos parasitan hospederos de un rango restringido, es decir, parasitan un grupo particular de hospederos. Grupos que atacan insectos escama, normalmente no atacan Lepidoptera y viceversa, aunque lo contrario puede ocurrir en algunos grupos. Por ejemplo, las especies de *Ooencyrtus* son principalmente parasitoides de huevos de varios grupos de insectos (principalmente Hemiptera y Lepidoptera), pero se conoce que algunas especies son parasitoides primarias

de orugas (Lepidoptera) o de larvas de sírfidos (Diptera: Syrphidae); la especie *Ooencyrtus submetallicus*, al parecer, parasita huevos de Hemiptera y pupas de moscas clorópidas (Diptera: Chloropidae; Noyes 1985). *Syrphophagus* incluye especies que son parasitoides primarias de larvas de sírfidos (Diptera: Syrphidae) y otras especies son hiperparasitoides de afelínidos o de bracónidos parasitoides de áfidos (Hemiptera: Aphidae).

Los hospederos que utilizan los encírtidos no son raros y en algunos casos los encírtidos son los responsables de más del 25% de las muertes del rango de hospederos (Umeh 1988; Willink y Moore 1988; Flanders 1944; Hafez *et al.* 1970; Kfir y Rosen 1980). La mayoría de encírtidos ovipositan a su hospedero en el estado larval o ninfal, aunque se conoce que unos pocos ovipositan en la pupa o incluso en la fase adulta. Lo último no es raro en las especies que parasitan cóccidos, pero se sabe que un género parasita adultos de psílidas (*Sectiliclava*).

La morfología del huevo y del primer instar de la larva en los encírtidos ha sido resumida por Maple (1947). El huevo es característico, a modo de campanilla, y es ovipositado dentro del hospedero. En muchos casos el tallo del huevo puede seguir destacándose a través de la pared del cuerpo del hospedero y de esta manera habilita a la larva, cuando ésta sale del cascarón, para utilizar oxígeno atmosférico. El primer instar larval es caudado, vesiculado o himenopteriforme (o «encírtiforme») variando de esférico a alargado. La cola puede estar bifurcada. Las larvas varían de 10 a 14 segmentos y pueden tener o no funcionando los espiráculos.

Las larvas caudadas frecuentemente se encuentran en las especies que parasitan Coccidae. Las larvas vesiculadas tienen una vesícula caudal, y también pueden tener un anillo de protuberancias carnosas alrededor de cada uno de los primeros 12 segmentos. Las llamadas larvas encírtiformes son más o menos himenopteriformes, pero son metapnéusticas y permanecen adheridas al huevo después de la eclosión. Generalmente tienen 10 u 11 segmentos y utilizan oxígeno atmosférico, el cual obtienen a través de las protuberancias que permanecen en la cáscara del huevo (Askew 1971: fig. 67). Otras larvas inmaduras, sin espiráculos funcionales, absorben oxígeno directamente a través de la cutícula. La larva en sus instares posteriores es más uniforme en la estructura y a veces se encuentra encerrada en una vaina que está unida al sistema traqueal del hospedero (por ejemplo *Encyrtus* spp., *Metaphycus* spp. y *Hexacladia* spp.) (Embleton 1904; Alam 1957, 1959) y puede pupar dentro de este; tan solo lo elimina cuando pasa al estado adulto (Costa Lima 1930; Bennett y Hughes 1963; Rasplus *et al.* 1990).

Todos los encírtidos pupan dentro de hospederos primarios o, en el caso de predadores de huevos de insectos escama, pupan por debajo de la escama que los cubre (Voynovich y Sugonjaev 1989). Las especies hiperparasitoides

pupan por fuera de los hospederos del parasitoide, pero cuando parasitan al hospedero primario, las especies pupan dentro del hospedero, por ejemplo *Cheiloneurus* y *Syphophagus* (Weseloh 1969; Kanuck y Sullivan 1992). Las especies de la tribu Copidosomatini son parasitoides poliembriónicas de huevos-larva de orugas. En las especies de *Copidosoma* y *Copidosomopsis* el huevo puede desarrollarse y formar dos tipos diferentes de larva. Un tipo de larva, «larva precoz» o «morfo defensor» se desarrolla primero, pero nunca llega a la madurez. Estas larvas son más grandes que la larva normal; han desarrollado las mandíbulas y pueden ser una (Doutt 1947) o varias (Grbić y Strand 1991). Su función parece ser suprimir el ataque al mismo hospedero por otro parasitoide, por ejemplo bracónidos (Strand *et al.* 1990) o incluso atacar a los hermanos machos que se encuentran en el mismo hospedero (Grbić *et al.* 1992). Cuando se presentan, los competidores pueden morir por la secreción de las glándulas salivales de la larva precoz (Strand *et al.* 1990) o por ataque físico (Cruz 1981, 1986; Harvey *et al.* 2000).

Encyrtidae es un grupo cosmopolita, y las regiones tropicales presentan numerosas especies. Actualmente han sido descritas aproximadamente 3.750 especies en el mundo; de éstas, sólo 565 especies y aproximadamente 180 géneros actualmente han sido reportados para el Neotrópico.

El grupo es poco estudiado, y las extrapolaciones de la fauna de Costa Rica —que es considerada como una de las mejores estudiadas— sugieren que más de 15.000 especies pueden ocurrir exclusivamente en el Neotrópico. Las especies se presentan en todos los tipos de hábitat, pero son particularmente diversas en altitudes bajas, en el dosel del bosque y en áreas muy secas. En general, parasitan Hemiptera y particularmente son comunes en las áreas más secas y en el dosel, aunque los parasitoides de los estadios inmaduros de insectos holometábolos son comunes en las partes más húmedas de los bosques lluviosos, por ejemplo *Rhytidothorax*. Las especies del género *Copidosoma* (parasitoides de huevo-larva de Lepidoptera) al parecer son relativamente más numerosas en las áreas templadas, como en las altitudes por encima de 2.000 m.

Importancia económica

Un gran número de especies pertenecientes a la familia Encyrtidae ha sido asociado con programas de control biológico clásico a lo largo del mundo; las especies son más exitosas en climas muy calurosos. Se han introducido alrededor de 40 especies de encértidos en el Neotrópico para propósitos de biocontrol y aproximadamente 25 especies han sido introducidas en los países fuera del Neotrópico de

Sudamérica. El primer registro de uso de Encyrtidae en Norteamérica fue para propósitos de control biológico, *Copidosoma floridanum* se soltó en Hawaii en 1898 para el control de *Chrysodeixis chalcites* (Noctuidae), una plaga de plantas ornamentales. Probablemente este parasitoide se estableció y parcialmente controló la plaga (Swezey 1931); desde entonces, más de 230 especies de encértidos han sido utilizadas contra más de 130 especies de plagas en varias partes del mundo (Noyes y Hayat 1994; Noyes 2002).

Algunos de los éxitos más espectaculares se han logrado en el control de plagas de cochinillas usando los encértidos como enemigos naturales. Quizás el mejor conocido de éstos es el uso sumamente exitoso de *Anagyrus lopezi* (= *Apoanagyrus lopezi*) de Sudamérica para el control de cochinilla de la yuca (*Phenacoccus manihoti*) en África etiópica. Esta cochinilla fue registrada por primera vez en el Congo en 1973 y en la mitad de los años 1980 ya se había extendido virtualmente a todo el África etiópica, amenazando con destruir la fuente principal de hidrato de carbono de por lo menos 200 millones de personas. Se hizo una búsqueda de los enemigos naturales en Centro y Sudamérica y eventualmente fue localizado *Anagyrus lopezi* en Paraguay. Este encértido fue liberado en Nigeria a principios de 1980 y en 1990 ya había controlado completamente la cochinilla en un amplio rango de África. El gasto total en este programa en 1988 había alcanzado casi US\$ 15 millones pero se ha estimado que al utilizar el encértido se ahorró más US\$ 250 millones por año (Neuenschwander *et al.* 1989a, b, 1990; Neuenschwander 2001; Norgaard 1988).

Quizás aun más exitoso, y bien conocido, es el uso de *Neodusmetia sangwani* para controlar la cochinilla del pasto de Rodas en el sur de EEUU. El éxito de este proyecto fue estimado alrededor de US\$ 200 millones por año para el ganado de Texas y para las industrias del césped en 1979, para un desembolso inicial de más de US\$ 0.2 millones (Dean *et al.* 1979). La cochinilla ahora es controlada por el parasitoide en todo su rango de distribución en el Nuevo Mundo, desde Texas y Florida hasta el sur de Brasil, con un ahorro sustancial para la industria ganadera de todos los países donde este se encuentra.

Más recientemente *Maconellicoccus hirsutus* (la cochinilla de la rosa hibisco) ha sido controlada en el Caribe por *Anagyrus kamali* junto con *Gyranusoidea indica*, introducida del Medio Oriente y China (Kairo *et al.* 2000; Meyerdirk 2000; Noyes 2000). *Paracoccus marginatus* (cochinilla de la papaya) actualmente está sujeta a un programa de biocontrol en EEUU, usando *Anagyrus loecki*, *Acerophagus papayae* y *Pseudoleptomastix mexicana*, introducidas de México (Noyes y Schauff 2003).

Por otra parte, para el control de la cochinilla existe un notable programa de control que ha incluido la liberación de *Comperiella bifasciata* en California, y en otros lugares, desde 1930 para el control de *Aonidiella aurantii* y *Aonidiella*

citrina; ambas controlaban los insectos escama (Hemiptera: Diaspididae) de los cítricos. Desde 1950 *Metaphycus annekei*, *M. helvolus* y *M. lounsburyi* han sido liberados en California, Sudamérica y en otras regiones para el control de *Saissetia nigra* y *S. oleae*, —ambos insectos escama blandos— (Hemiptera: Coccidae), plagas de cítricos y ornamentales.

En cuanto a los insectos escama y otros grupos de plagas, estos también han sido el blanco de encírtidos en los programas de biocontrol. Por ejemplo, en 1994 *Ageniaspis citricola*, llevado desde el Lejano Oriente, fue liberado en Florida (EEUU) contra *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae), una plaga de *Citrus*. Este contribuyó al control de la plaga y desde entonces se ha liberado en Europa, en el Medio Oriente y en varios países de Sudamérica, incluso

Perú, Brasil y Argentina, contra la misma plaga (Hoy 2000; Michaud 2002; Linares *et al.* 2001; Parra 2002; Zamudio *et al.* 2000).

Avetianella longoi, un parasitoide australiano de huevos, fue exitosamente liberado en California (EEUU) y Sudáfrica desde 1993, para el control de *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae), una plaga introducida de los eucaliptos en esos países (Hanks *et al.* 1996). Alrededor de unos 2.000 parasitoides fueron liberados en Chile contra la misma plaga (Gerding *et al.* 2001). Desde 1993, *Psyllaephagus pilosus* fue liberada en Europa y California (EEUU) para el control de los psílidos del eucalipto (Hodkinson 1999). Este parasitoide controló exitosamente la plaga en estos países y fue introducido recientemente (quizá por accidente) en varios países sudamericanos incluyendo Perú y Argentina.

Géneros importantes escogidos

Acerophagus Smith (Encyrtinae)

Longitud entre 0.8 y 1.3 mm. Hembra: cuerpo generalmente amarillo o naranja; antena con cinco segmentos funiculares cortos, transversos a cuadrados y maza relativamente grande, con tres segmentos que son del mismo color del funículo; frente + vértice generalmente por lo menos un tercio del ancho de la cabeza; palpos maxilares de tres segmentos, palpos labiales de dos segmentos; hipopigio alcanza el ápice del gáster; ovipositor por lo menos ligeramente excerto. Macho: similar a la hembra, pero con maza sólida. Biología: parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: principalmente del Nuevo Mundo, 18 especies descritas. Identificación: Rosen (1969).

Aenasius Walker (Tetracneminae)

Longitud entre 0.7 y 2.5 mm. Hembra: cuerpo generalmente robusto; mandíbulas generalmente bidentadas; frente-vertice con puntuaciones pilíferas que le dan una apariencia de dedal; surcos profundos y frecuentemente marginados dorsal y lateralmente; escapos varían desde casi cilíndricos a fuertemente ensanchados y aplanados y al menos dos veces más largos que anchos; funículo de siete segmentos, primer segmento muy pequeño y normalmente visible sólo en de alta resolución y en material montado en láminas; maza con área sensorial ensanchada, formando un ápice oblicuo trunco, el cual está longitudinalmente dividido por una línea recta a sinuada; ala anterior infuscada; venas posmarginal y marginal subiguales en longitud (Figura 76.6), sus ápices frecuentemente

se conectan por una línea hialina y desnuda. Macho: frente-vertice puede presentar perforaciones puntuadas pilíferas o más irregulares, a veces con esculturaciones ásperas; antena con un funículo distintivo de seis segmentos y una maza pequeña y entera, o con dos a cinco segmentos aneliformes y una maza relativamente larga (Figura 76.7); alas hialinas, rara vez distintivamente infuscadas; vena posmarginal visiblemente más larga que la estigmal. Biología: las especies son endoparasitoides solitarias de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: de las 37 especies descritas de *Aenasius*, 28 son conocidas del Nuevo Mundo, ocho son afrotropicales y orientales. La especie restante, *A. advena*, es circuntropical, pero de origen neotropical. Hay muchas especies sin describir en Sudamérica. Identificación: Nuevo Mundo (Compere 1937); todas las especies y las del Viejo Mundo, como *Neodiscodes* (Kerrich 1967); Costa Rica (Noyes 2000); Viejo Mundo, como *Neodiscodes* (Kaul y Agarwal 1986) y África tropical (Prinsloo 1988:).

Ageniaspis Dahlbom (Encyrtinae)

Longitud entre 0.7 y 1.1 mm. Cabeza con el margen occipital agudo; mandíbula con tres dientes agudos, diente superior generalmente más largo y ligeramente más ancho que los dos dientes inferiores; funículo de seis segmentos, maza de uno o tres segmentos; escudelo y frecuentemente también la cabeza y el mesoscudo, con estrías reticuladas o esculturación lineolada con apariencia de seda; ala anterior con vena estigmal corta, pero ésta no es más larga que la vena marginal, vena posmarginal extendida claramente más allá del

ápice del estigma; tercera válvula libremente articulada con el segundo valvífer. Biología: poliembriónicos de huevo-prepupa, parasitoides de orugas principalmente de las familias Gracillariidae, Tortricidae e Yponomeutidae. Distribución: cosmopolita con aproximadamente 15 especies descritas. Identificación: Paleártico (Trjapitzin 1989), India (Kazmi y Hayat 1998), Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1984), *A. citricola* (Evans 1995) y Argentina (De Santis 1964).

Anagyrus Howard (Tetracneminae)

Longitud entre 0.7 y 3.2 mm. Funiculo de seis segmentos; frente-vértice y dorso del tórax con escultura similar y normalmente mate, pero ocasionalmente brillante con esculturaciones finas, levantadas, imbricadas a rugosas, estrigosas, vermiculadas o hexagonalmente reticuladas; patas delgadas. Hembra: escapo casi siempre ensanchado y plano, principalmente 2-3 veces más largo que ancho; segmentos del funículo más largos que anchos, rara vez subcuadrados; maza de tres segmentos; mesoscudo sin notaulos; vena posmarginal menos larga que la estigmal, sólo rara vez es distintivamente más larga; líneas calvas interrumpidas y normalmente cerradas posteriormente; el último tergo del gáster mucho más largo que la longitud media del gáster y en forma de triángulo, con la margen anterior más o menos recta; hipopigidio alcanza a sobrepasar el ápice del último tergo. Macho: segmentos funiculares más largos que anchos y usualmente revestidos con largas sedas en espiral, cada una de las cuales es varias veces más larga que el diámetro de los segmentos; funículo 6 y maza, cada uno con una línea de sensilas ventrales a manera de escama (Figura 76.8); alas hialinas; falobase variable, pero en la mayoría de los casos distalmente simple sin dígito o parámetros o denticulos, pero algunas veces el dígito y/o parámetro presentan denticulos apicales. Biología: parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae), aunque algunas especies australianas han sido registradas como parasitoides de larvas de coccinélidos, que producen una secreción cerosa, como *Telsimia* spp. (Noyes y Hayat 1984) y algunas especies del Paleártico han sido reportadas como parasitoides de Eriococcidae (Trjapitzin 1989). Distribución: cosmopolita con aproximadamente 260 especies descritas a escala mundial y con muchas más especies todavía por describir en todas las regiones del mundo. Identificación: África (Prinsloo 1998); Argentina (De Santis 1964); especies ubicadas previamente en *Apoanagyrus* (Kerrich 1982); Costa Rica (Noyes 2000); Japón (Tachikawa 1963); Norteamérica (Timberlake 1924); Paleártico (Trjapitzin 1989); Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1994).

Cheiloneurus (Encyrtinae)

Longitud entre 0.7 y 2.5 mm (incluyendo el ovipositor). Hembra: cuerpo varía de robusto a delgado y alargado, el color varía desde casi completamente amarillo o naranja a completamente verde metálico oscuro; funículo antenal de 6 segmentos; maza de 3 segmentos con el ápice redondeado a trunco y fuertemente oblicuo; ápice del escudelo casi siempre con un mechón de sedas (Figura 76.9); alas anteriores casi siempre infuscadas, margen apical infuscado y casi subparalelo en el ápice del ala; vena submarginal característicamente doblada hacia abajo en el tercio apical; vena marginal muy larga, al menos cinco veces más larga que ancha y habitualmente más de siete veces; venas posmarginal y estigmal mucho más cortas que la vena marginal y sus ápices conectados por una línea hialina y desnuda; hipopigidio no alcanza más de dos tercios del gáster, rara vez es más largo, pero realmente nunca alcanza el ápice; el ovipositor frecuentemente excerto, en vista lateral la región expuesta se adelgaza hacia el ápice. Machos: similar a la hembra excepto por la antena, el escudelo y las alas anteriores; antena con segmentos alargados y revestidos con largas sedas dispuestas en espiral, las cuales son tan largas como el diámetro de los segmentos (Figura 76.10); ápice del escudelo generalmente sin un mechón apical; ala anterior generalmente hialina, pero a veces infuscada como en la hembra. Biología: la mayoría de las especies son hiperparasitoides de Coccidae (Hemiptera: Coccoidea) pero algunas han sido registradas en cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae), especialmente en los géneros *Antonina*, *Nipaecoccus*, *Phenacoccus*, *Planococcus* y *Rastrococcus*. Distribución: cosmopolita con más de 110 especies descritas y muchas por describir. Identificación: Paleártico (Trjapitzin 1972, 1978, 1989), África tropical (Compere 1938:), India (Anis y Hayat 2002), Norteamérica (Gahan 1914), China (Shi *et al.* 1994).

Chrysoplatycerus (Tetracneminae)

Longitud entre 1.5 y 2.4 mm. Hembra: surcos antenales dorsal y lateralmente delimitados por una aguda cresta frontofacial; antena con escapo ensanchado y aplanado, al menos dos veces más largo que ancho y trapezoidal, y con la margen superior plana a ligeramente cóncava y brillante; pedicelo semicónico con la margen dorsal plana a ligeramente cóncava y brillante; segmentos del flagelo ensanchados y aplanados, todo los segmentos del funículo fuertemente transversos; maza ligeramente más larga que el pedicelo y

el funículo juntos, con dos segmentos y su ápice fuertemente trunco y oblicuo; mandíbula con tres dientes agudos, diente medio más largo o mandíbulas bidentadas con el diente superior ausente; mesoscudo sin notaulo; dorso del tórax principalmente con algunas áreas muy lisas y metálicas; ala anterior infuscada, su margen anterior no se corta profundamente en el ápice de la vena submarginal; línea calva completa y abierta, con un grupo de sedas a manera de escamas a lo largo de su margen proximal debajo de la vena submarginal (Figura 76.11); *filum spinosum* ausente; vena marginal punctiforme, o más larga que ancha; venas posmarginal y estigmal largas y subiguales; vena estigmal fuertemente curva hacia el margen anterior del ala, y por mucho, de longitud subparalela a dicho margen. Macho: generalmente castaño oscuro, negruzco y sin áreas visiblemente metálicas; antena con escapo apenas ensanchado; pedicelo pequeño; funículo de seis segmentos, con los segmentos visiblemente más grandes y más anchos que el pedicelo; maza sólida, menos de la mitad de la longitud del funículo; segmentos del flagelo con numerosas y eminentes sensilas; alas hialinas, vena posmarginal más larga que la estigmal; edeago aproximadamente un tercio de la longitud de la tibia media. Biología: parasitoides de cochinillas (Pseudococcidae) asociados con arbustos o árboles. Los hospederos registrados pertenecen a los géneros *Anisococcus*, *Dysmicoccus*, *Ferrisia*, *Phenacoccus*, *Planococcus* y *Pseudococcus*. Distribución: un nuevo género mundial actualmente incluye cuatro especies. Identificación: Nuevo Mundo (Kerrich 1978), Costa Rica (Noyes 2000).

Coccidoxenoides (Tetracneminae)

Longitud entre 0.5 y 1.1 mm. Hembra: frente-vértice aproximadamente un tercio del ancho de la cabeza; ojos moderadamente pilosos; ocelos aproximadamente tres veces el diámetro de la faceta del ojo; antena separada del margen de la boca a lo sumo la mitad de la longitud del tórulo, surcos bastante profundos, encontrándose dorsalmente; escapos ligeramente más largos que el ancho del frente-vértice; funículo de seis segmentos, segmentos principalmente transversos y más estrechos que la maza (Figura 76.12); maza de tres segmentos, por lo menos tan largos como el funículo; mandíbulas bidentadas; palpos maxilares y labiales de dos segmentos; pronoto visible en vista dorsal, margen posterior ligeramente cóncava; mesoscudo no es realmente dos veces más ancho que largo, línea notaular presente pero no alcanza la mitad de la margen posterior del mesoscudo; escudelo bastante plano, tan largo como el mesoscudo, es tan largo como ancho y presenta el ápice redondeado; alas completamente desarrolladas, hialinas, ligeramente más de dos veces más largas que anchas; vena submarginal con parastigma

visiblemente ensanchado, ampliamente triangular; vena marginal aproximadamente dos veces más larga que ancha; vena posmarginal más corta que la estigmal; línea calva no interrumpida y abierta; *filum spinosum* presente; ala posterior aproximadamente cuatro veces más larga que ancha; propodeo con una carena longitudinal dentro de cada espiráculo; gáster tan largo como el tórax; ápice de los últimos tergos puntiagudo; hipopigidio excede el ápice del último tergo y se adjunta al ovipositor; paratergos presentes. Macho: generalmente similar a la hembra pero la antena con todos los segmentos transversos y cada uno con sensilas longitudinales y eminentes, funículos 5 y 6 ligeramente más grandes; maza entera (Figura 76.13). Biología: parasitoide primario de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae), incluso *Planococcus*, *Planococcoides*, *Spilococcus*, *Delottococcus* y *Pseudococcus*. Distribución: una sola especie conocida, circuntropical y subtropical. Identificación: *Coccidoxenoides permintus* descrita como *Pauridia peregrina* (Timberlake 1919).

Copidosoma (Encyrtinae)

Longitud entre 0.7 y 4.0 mm (incluyendo el ovipositor). Cuerpo muy a menudo verde metálico o azul, a menudo con un lustre cobrizo, pero a veces naranja o castaño oscuro con áreas metálicas; esculturaciones de la cabeza y el tórax varían de poco profundas, imbricadas-reticuladas, a relativamente profundas y poligonales, reticuladas o estrías reticuladas, nunca de seda, ni umbilicadas-reticuladas; cabeza con margen occipital aguda; las mandíbulas con tres dientes agudos; antena con funículo de seis segmentos, maza de uno o tres segmentos a menudo con un área sensorial ensanchada que puede extenderse desde el ápice a lo largo de toda la superficie ventral; ala anterior con vena marginal que varía de punctiforme a dos o tres veces más larga que ancha; vena estigmal sin *uncus* desarrollado y con sensilas simétricamente arregladas en un cuadrado (Figura 76.14); ovipositor con frecuencia fuertemente salido. Biología: parasitoides poliembriónicos de huevo-prepupa, especialmente parasitan orugas de muchas familias de Lepidoptera, incluyendo Noctuidae, Geometridae, Gelechiidae, Tortricidae, etc. Distribución: cosmopolita, con más de 200 especies descritas. Identificación: Paleártico (Trjapitzin 1989); India (Kazmi y Hayat 1998); Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1984).

Encyrtus (Encyrtinae)

Longitud entre 0.9 y 4.5 mm. Hembra: cuerpo robusto, nunca metálico, normalmente de coloración naranja, castaño a

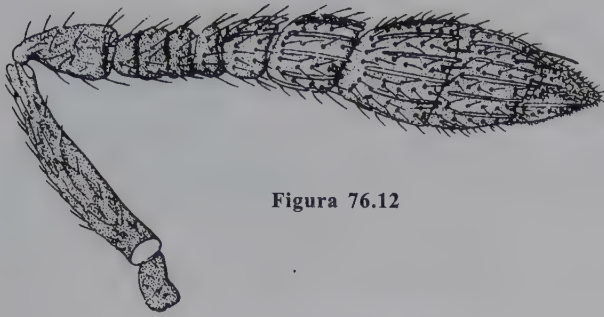


Figura 76.12

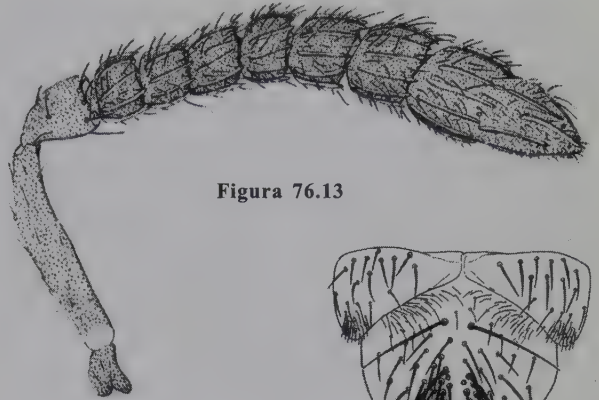


Figura 76.13

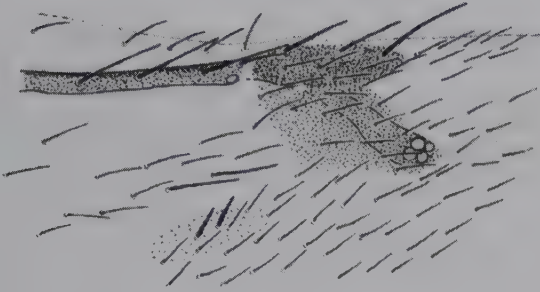


Figura 76.14

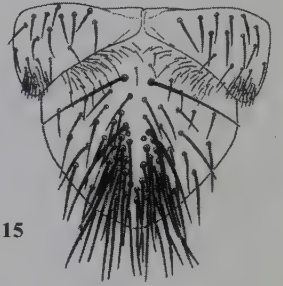


Figura 76.15

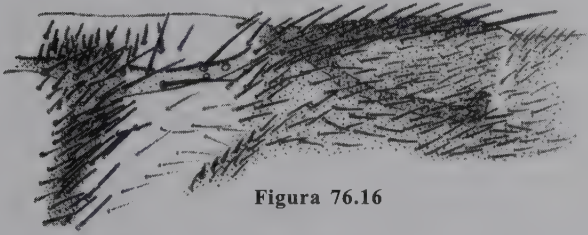


Figura 76.16

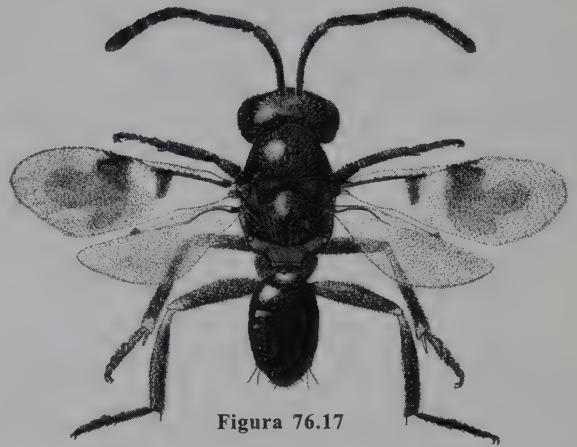


Figura 76.17



Figura 76.18

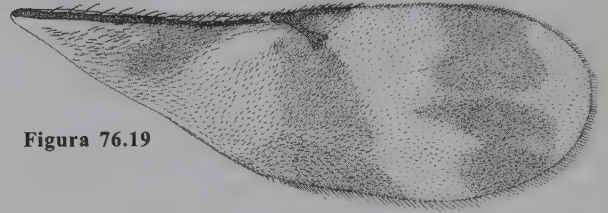


Figura 76.19



Figura 76.20

Figuras 76.12-76.20: 76.12-13 antena: 76.12 *Coccidoxenoides peregrinus* (Timberlake), ♀; 76.13 *C. peregrinus*, ♂; 76.14 *Copidosoma bakeri* (Howard), ♀, ala anterior; 76.15 *Encyrtus aurantii* (Geoffroy), ♀, escutelo y axila; 76.16 *E. aurantii*, ♀, venación del ala anterior; 76.17 *Hexacladia hilaris* Burks, ♀; 76.18 *Holcencyrtus osborni*, ♀; 76.19 *Leptomastidea abnormis* (Girault), ala anterior; 76.20 *Psyllaephagus* sp., ♂, antena.

negro; margen occipital agudo; tóbulos separados del margen de la boca por una distancia aproximada a la de su propia longitud y ligeramente se insertan por debajo del margen inferior del ojo; escapo subcilíndrico; funículo de seis segmentos revestidos de sedas cortas, usualmente los segmentos proximales son ligeramente más largos que anchos y los segmentos apicales ligeramente transversos; mandíbula ancha y trunca, sin dientes; escudelo con un mechón de sedas apicales (Figura 76.15); ala anterior con vena marginal corta, no más de dos veces más larga que ancha; vena estigmal larga y curva alcanzando la margen anterior del ala; vena posmarginal tan larga como la estigmal (Figura 76.16). Macho: por lo general, similar a la hembra pero usualmente más oscuro; mechón apical en el escudelo generalmente menos eminente y alas usualmente hialinas. Biología: parasitoides de insectos escama blandos (Hemiptera: Coccidae) con algunos registros de otras familias, probablemente erróneos y correspondiendo a otros géneros de Encyrtidae, como Kermesidae y Pseudococcidae. Distribución: cosmopolita con aproximadamente 80 especies descritas, aunque muchas de éstas están genéricamente mal ubicadas. Identificación: Holártico (Sugonjaev y Gordh 1981); África tropical (Prinsloo 1991); Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1984); Argentina (De Santis 1964); India (Singh 1997); Argentina (Fidalgo 1983).

Gyranusoidea (Tetracneminae)

Longitud entre 0.6 y 2.0 mm. Cuerpo ligeramente robusto; funículo de seis segmentos; palpos maxilares de tres segmentos, palpos labiales de tres segmentos; frente-vértice entre el ocelo anterior y el ápice de los surcos con muchas características, con esculturaciones regulares, hexagonal o reticular; los ojos alcanzan o sobrepasan el margen occipital, visiblemente pilosos y con divergencia ventral de sus márgenes internas; frente-vértice es menos de la mitad del ancho de la cabeza; mesoscudo sin líneas notaulares; esculturaciones del dorso del tórax finamente reticuladas, pero este no presenta reticulaciones hexagonales regulares; ala anterior con vena posmarginal al menos ligeramente más larga que la estigmal; ala posterior varía, aproximadamente cuatro a siete veces más larga que ancha; patas delgadas. Hembra: escapo usualmente ensanchado y aplanado y al menos tres veces más largo que ancho, rara vez subcilíndrico y más de cuatro veces más largo que ancho; segmentos del funículo más largos que anchos, subiguales en tamaño o distalmente más cortos; tres segmentos forman la maza, con suturas subparalelas nunca oblicuas y truncas; margen occipital siempre agudamente marginado; línea calva ampliamente cerrada posteriormente, o interrumpida; gáster no más largo que el tórax; ovipositor nunca está fuertemente excerto. Macho: escapo ligeramente ensanchado y aplanado, usualmente

menos de tres veces más largo que ancho; segmentos funiculares más largos que anchos y revestidos por sedas muy largas; sensilas en la maza a manera de escamas o ausentes. Biología: parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: un género cosmopolita que contiene aproximadamente 40 especies descritas. El género está bien representado en el Neotrópico con por lo menos 30 especies. Identificación: Sudáfrica (Prinsloo 1983), Oriente (Noyes y Hayat 1994) y Costa Rica (Noyes 2000).

Hambletonia (Tetracneminae)

Longitud entre 1.0 y 2.3 mm. Hembra: cuerpo generalmente naranja, ocasionalmente castaño oscuro en el dorso torácico; cabeza y dorso del tórax frecuentemente con perforaciones esparcidas no pilíferas; margen occipital aguda, carenada; surcos antenales en la región dorsal y lateral delimitados por una fuerte cresta fronto-facial; antena con el escapo ensanchado y aplanado, menos de dos veces más largo que ancho, margen dorsal casi recto, claramente convexo y no brillante; pedicelo semicónico con un grupo de sedas distintivamente más largas en su margen dorsal; flagelo fuertemente en forma de maza con los segmentos ensanchados pero no aplanados, segmentos funiculares fuertemente transversos; maza ligeramente más larga que pedicelo y funículo juntos, ápice fuertemente oblicuo y trunco; mandíbula con dos dientes agudos, el diente superior mucho más largo; mesoscudo sin líneas notaulares; dorso del tórax con esculturaciones poco profundas y sin áreas metálicas; escudelo con ranura media longitudinal distintiva, localizada entre el primero y segundo tercio de la región anterior; ala anterior infuscada, margen anterior corta sin incisión profunda en el ápice de la vena submarginal; línea calva entera y abierta, pero casi cerrada por una fila de sedas a lo largo del margen posterior del ala; *filum spinosum* ausente; vena marginal punctiforme, o escasamente más larga que ancha, realmente no alcanza el margen anterior del ala; venas posmarginal y estigmal cortas, la estigmal ligeramente más larga y visiblemente curva hacia el margen anterior del ala; área distal entre las venas estigmal y posmarginal dorsalmente desnuda. Macho: generalmente castaño oscuro a negruzco sin áreas visiblemente metálicas; antena con escapo ensanchado pero más de dos veces más largo que ancho; funículo de cinco segmentos, con segmentos transversos y generalmente más anchos que el pedicelo; maza sólida, menos de la mitad de la longitud del funículo; segmentos del flagelo con numerosas y evidentes sensilas longitudinales; cresta frontofacial presente pero muy débil o ausente lateralmente; escudelo, en la región anterior, algunas veces con surcos medios o longitudinales indistinguibles; alas hialinas; vena posmarginal más larga que la estigmal.

Biología. Parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae) especialmente *Dysmicoccus* spp. Distribución: nueve especies descritas, principalmente de la Región Neotropical, pero también de Hawái, EEUU (introducida) y Taiwán (probablemente introducida). Identificación: revisión de todas las especies (Sharkov y Woolley 1997).

Hexacladia (Encyrtinae)

Longitud aproximadamente entre 1.8 y 3.5 mm. Hembra (Figura 76.17): cuerpo robusto, nunca metálico, usualmente amarillo, castaño o negro; margen occipital aguda; tórulos altos en la cabeza, por lo menos en la región media entre el margen de la boca y el ocelo anterior; escapo delgado, subcilíndrico y alcanza a sobrepasar el vértice; funículo de seis segmentos, segmentos proximales normalmente revestidos de sedas evidentes y alargadas; mandíbulas anchas y truncas, sin dientes; mesoscudo convexo y bastante liso; escudelo muy convexo con esculturaciones comparativamente ásperas y sin un mechón de sedas apicales; ala anterior parcialmente infuscada con vena marginal de dos a cuatro veces más larga que ancha; vena estigmal relativamente larga y delgada, usualmente curvada un poco hacia el margen anterior del ala; vena posmarginal tan larga como la estigmal o más corta. Macho: generalmente similar a la hembra pero la antena presenta seis segmentos; alas no tan fuertemente infuscadas. Biología: parasitoides gregarios de ninfas o de cicadélidos adultos, coreidos, pentatómidos y escuteléridos (Hemiptera: Cicadellidae, Coreidae, Pentatomidae, Scutelleridae). Distribución: El Nuevo Mundo presenta siete especies descritas, con muchas por describir. Identificación: Burks (1972).

Holcencyrtus (Tetracneminae)

Hembra (Figura 76.18): longitud aproximada entre 1 y 1.5 mm; cabeza y tórax varían de naranja a verde metálico; escapo subcilíndrico ensanchado a aplanado; flagelo con todos los segmentos funiculares transversos, maza entera o con dos segmentos, mucho más largos que el funículo; surcos antenales delimitados dorsal y lateralmente por una cresta aguda; mandíbula tridentada, diente medio claramente más largo, o bidentado con el diente superior ausente; palpos maxilares de 3-4 segmentos; palpos labiales de tres segmentos; pronoto de las especies braquípteras alargado y subcónico, casi tan largo como el mesoscudo, escudelo reducido, varía de convexo a cóncavo y en ocasiones muy liso y brillante; ala anterior usualmente reducida, casi ausente, rara vez completamente alados; si es completamente alado, entonces el ala anterior es infuscada, celda basal casi desnuda y con pocas

sedas gruesas en forma de escama, donde se interrumpe la región hialina de la vena submarginal; vena marginal por lo menos cinco veces más larga que ancha y mucho más larga que la vena posmarginal, la vena estigmal es subigual y corta; propodeo con no más de dos o tres sedas discretas, pero bastante largas y por fuera de cada espiráculo; gáster con el primer tergo largo, por lo menos dos veces más largo que el segundo, ovipositor con gonostilo más o menos libre, oblicuamente articulado con el segundo valvifer; paraterguitos distintivos, pero no visiblemente conectados a las placas externas del ovipositor. Macho: longitud entre 0.7 y 1.0 mm; cabeza y tórax generalmente parduscos con un débil lustre verde metálico; escapo relativamente corto y aplanado, sólo aproximadamente tres veces más largo que ancho; segmentos funiculares transversos y cada uno con numerosas sensilas longitudinales y distintivas; maza entera y su longitud no sobrepasa la mitad de la longitud del funículo; escudelo liso, pero con esculturaciones distintivamente imbricadas; ala anterior hialina; vena estigmal corta, ligeramente curva y de un medio a dos tercios de la longitud de la vena posmarginal. Biología: parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae) incluyendo *Ferrisia virgata*, *Dysmicoccus boninsis*, *Phenacoccus* spp. y *Pseudococcus* spp. Distribución: un nuevo género mundial que incluye 10 especies descritas. Identificación: revisión de especies, como tribu Acroaspidiini (Gordh y Trjapitzin 1980).

Leptomastidea (Tetracneminae)

Longitud entre 0.7 y 1.4 mm. Cuerpo ligeramente robusto y fuerte; funículos con seis segmentos; palpos maxilares de tres segmentos, palpos labiales de dos segmentos; frente-vértice entre el ocelo anterior y el ápice de los surcos antenales con esculturaciones hexagonalmente reticuladas; usualmente los ojos sin pilosidades y sus márgenes internas no divergen ventralmente; frente-vértice corresponde, a lo sumo, a la mitad del ancho de la cabeza; ojos alcanzan, o casi alcanzan el margen occipital; mesoscudo sin notaulos; esculturación del dorso torácico finamente reticulada, pero no con reticulaciones hexagonales regulares; ala anterior con una a tres bandas infuscadas (Figura 76.19) con vena posmarginal al menos tan larga como la estigmal, ésta a veces muy corta y subsésil; ala posterior seis a nueve veces más larga que ancha; patas delgadas. Hembra: escapo subcilíndrico, nunca fuertemente ensanchado y plano, por lo menos aproximadamente cinco veces más largo que ancho; todos los segmentos funiculares son más largos que anchos y subiguales en tamaño; tres segmentos forman la maza antenal, con suturas subparalelas y nunca oblicuamente truncos; margen occipital agudamente marginada; alas hialinas o con áreas distintivamente infuscadas; en la región posterior la línea

calva ampliamente cerrada; gáster tan largo como el tórax; ovipositor no o apenas excerto. Macho: escapo subcilíndrico, por lo menos cuatro veces más largo que ancho; todos los segmentos funiculares mucho más largos que anchos y revestidos con sedas largas; sensilas en forma de escama solo en la maza; ala anterior con dos bandas transversales infuscadas, más o menos completas. Biología: endoparasitoides primarios y solitarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: un género del Viejo Mundo que incluye aproximadamente 20 especies descritas. Una especie, *Leptomastidea abnormis* ha sido introducida en el Nuevo Mundo como agente de biocontrol. Identificación: Palaeartico por Trjapitzin (1989), Región Oriental (Noyes y Hayat 1994) y Región Afrotropical (Prinsloo 2001).

Leptomastix (Tetracneminae)

Longitud entre 0.9 y 2.4 mm. Cuerpo ligeramente robusto y fuerte; funículos con seis segmentos; palpos maxilares de cuatro segmentos; palpos labiales de tres segmentos; región entre el ápice de los surcos antenales y el ocelo anterior, con bastantes reticulaciones regulares; mesoscudo sin notaulos; ala anterior con la vena posmarginal al menos tan larga como la estigmal; línea calva interrumpida, pero no cerrada; ala anterior aproximadamente 2.5 a 4 veces más larga que ancha, y en el macho es ligeramente más ancha. Hembra: escapo siempre subcilíndrico, por lo menos cuatro veces más largo que ancho, todos los segmentos funiculares más largos que anchos, segmento funicular 6 más corto; flagelo unicolor, castaño oscuro, nunca con contrastes oscuros y segmentos pálidos; tres segmentos forman la maza, con suturas subparalelas y nunca oblicuamente trancos; carena occipital marginada; alas hialinas o débilmente infuscadas; espolones de la tibia media aproximadamente un tercio de la longitud de la tibia media; ovipositor nunca completamente excerto. Macho: escapo subcilíndrico a ligeramente ensanchado; todos los segmentos funiculares mucho más largos que anchos y revestidos de sedas largas; sensilas en forma de escamas solo en la maza. Biología: parasitoides primarios y solitarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: un género del Viejo Mundo incluye aproximadamente 35 especies descritas. Una especie, *Leptomastix dactylopi*, introducida accidentalmente en Sudamérica. Identificación: Región Afrotropical (Anga y Noyes 1999), Palaeartico Occidental (Trjapitzin 1978), Palaeartico (Trjapitzin 1989), Región Oriental (Noyes y Hayat 1994) y Costa Rica (Noyes 2000).

Metaphycus (Encyrtinae)

Longitud entre 0.6 y 1.8 mm, robustos y rechonchos, especímenes rara vez delgados y alargados; coloración del cuerpo naranja, o amarilla a marrón, o negra (muy brillante), nunca con lustre metálico; segmentos antenales usualmente negros con partes blancas o amarillas; ala anterior hialina uniforme o parcialmente infuscada; patas amarillentas o con segmentos castaño a negro, tibia frecuentemente con anillos oscuros; cabeza con margen occipital aguda, frecuentemente con surcos laterales poco profundos en la margen externa del tórulo; mandíbula principalmente ancha con tres dientes subiguales y cortos, pero ocasionalmente la mandíbula delgada con dos o tres dientes desiguales; pronoto corto, ampliamente triangular en vista dorsal, mesoscudo más ancho que largo, líneas notaulares variables en longitud, inconspicuas a completas y alcanzando el margen posterior; ala anterior generalmente alrededor de 2.5 veces más larga que ancha y con sedas uniformes; vena submarginal alcanza aproximadamente la mitad de la longitud del ala; venas marginal y posmarginal muy cortas; vena estigmal bien desarrollada, más larga que las vena marginal y posmarginal juntas; línea calva interrumpida en el tercio posterior por unas pocas sedas, o completamente cerrada a la altura de esta región. Hembra: antena casi siempre de 11 segmentos, rara vez con la maza sin segmentación, o de dos segmentos; escapo cilíndrico a fuertemente ensanchado y aplanado; gáster con hipopigidio que alcanza la mitad o menos de su ápice; ovipositor con gonostilo inmóvil fusionado a las placas externas, en la mayoría de los casos ligeramente expuesto u oculto. Macho: generalmente oscuro y con coloración uniforme con respeto a la hembra correspondiente; antena de nueve segmentos, con sedas más largas que en la hembra; tórulos con poros asociados (Annecke y Mynhardt 1971, 1972, 1981; Guerrieri y Noyes 2000). Biología: parasitoides solitarios o gregarios de varias familias de insectos escama (Hemiptera: Coccoidea: Diaspididae, Kermococcidae, Asterolecaniidae, Kerridae, Eriococcidae, Cerococcidae y Pseudococcidae) aunque unas especies son parasitoides de trióidos (Hemiptera: Triozidae) y por lo menos se conocen dos especies que parasitan moscas blancas (Hemiptera: Aleyrodidae). Distribución: un género cosmopolita actualmente incluye casi 250 especies descritas, 23 de las cuales se han registrado en el Neotrópico, pero hay varias especies por describir. Identificación: África tropical (Compere 1940), Sudáfrica (Annecke y Mynhardt 1971, 1972, 1981), Europa (Guerrieri y Noyes 2000), Palaeartico (Trjapitzin 1989), India (Zeya y Hayat 1993) y Costa Rica (Noyes 2004).

Neodusmetia (Tetracneminae)

Longitud entre 0.6 y 1.2 mm. Hembra: braquíptera; región frente-vértice equivale aproximadamente a dos tercios del ancho de la cabeza; ocelos pequeños, ligeramente menos de dos veces el diámetro de la faceta del ojo; escapo alrededor de la mitad del ancho del frente-vértice; funículo de seis segmentos; maza de tres segmentos; mandíbula bidentada, dientes iguales; pronoto claramente visible en vista dorsal, su margen posterior casi recta; mesoscudo muy corto, aproximadamente cuatro veces más ancho que largo; escudelo aplanado y ligeramente más largo que el mesoscudo, sobresaliéndolo, dos veces más ancho que largo, con el ápice redondeado; alas remanentes, estas realmente no alcanzan la base de gáster; gáster más largo que la cabeza y el tórax juntos; paraterguitos presentes; ovipositor más largo que la tibia media, con el gonostilo estrechamente fusionado al segundo valvifer. Macho: completamente alado; ocelo ligeramente más de dos veces el diámetro de la faceta del ojo; maza no segmentada, pero con una sutura media transversa e incompleta; mesoscudo ligeramente menos de tres veces más ancho que largo; escudelo ligeramente más largo que el mesoscudo, aproximadamente un tercio más ancho que largo, su ápice redondeado, pero no tan ancho como en la hembra; alas completamente desarrolladas; línea calva interrumpida dorsalmente por una línea de sedas; vena marginal aproximadamente dos veces más larga que ancha, vena posmarginal ligeramente más corta que la estigmal, la cual se curva y aproximadamente es tan larga como la marginal. Biología: con una especie que es parasitoide de *Antonina graminis* (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: única especie encontrada en la Región Afrotropical y en la Región Oriental, pero fue introducida en el Nuevo Mundo para el control de *Antonina graminis*. Identificación: Noyes (2000).

Ooencyrtus (Encyrtinae)

Longitud entre 0.5 y 2.0 mm. Robustos, rechonchos; especímenes rara vez visiblemente delgados y alargados; mandíbulas principalmente con un diente y un truncamiento, con tres dientes agudos; inserción antenal cerca del margen de la boca; margen occipital principalmente redondeado; tórax con el margen posterior del mesoscudo débil a fuertemente convexo en la región media, sobrelapa la axila en la parte media, tanto que cuando el tórax está en la posición de descanso, la axila al parecer está ampliamente separada; mesopleura expandida posteriormente, toca, o casi toca, la base del gáster, y oculta completamente la metapleura; en vista lateral el propodeo está inmediatamente por arriba de la coxa posterior; ala anterior con la vena marginal punctiforme o no más larga que ancha. Hembra: ovipositor rara vez está

completamente expuesto; antena con 13 segmentos (maza de tres segmentos), funículo de los segmentos varía de transverso a ligeramente más largo que ancho. Macho: antena con 11 segmentos (maza sólida) y usualmente revestida de sedas largas. Biología: generalmente parasitoides de huevos de Lepidoptera o Hemiptera, aunque algunas especies han sido registradas como parasitoides de huevos de escarabajos; pocas especies son parasitoides primarios gregarios de larvas de Diptera, Lepidoptera o Dryinidae. Distribución: género cosmopolita que incluye casi 200 especies descritas. Identificación: Neotrópico (Noyes 1985), Paleártico (Trjapitzin 1989), Afrotropical (Prinsloo 1987) y Oriental (Huang y Noyes 1994).

Prochiloneurus (Encyrtinae)

Longitud aproximadamente entre 0.7 y 2.1 mm (incluyendo el ovipositor). Hembra: cuerpo varía de robusto a delgado y alargado, la coloración varía desde casi completamente amarilla o naranja a completamente verde oscuro metálico; funículo antenal de seis segmentos; maza de tres segmentos con el ápice redondeado a fuertemente oblicuo y trunco; ápice del escudelo casi siempre con un mechón de sedas (Figura 76.9); alas anteriores siempre infuscadas, el margen apical de la infuscación corre subparalela al ápice del ala; vena submarginal característicamente doblada hacia abajo en el tercio apical; vena marginal muy larga, al menos cinco veces tan larga como ancha y usualmente más de siete veces; vena posmarginal y estigmal más cortas que la marginal y con sus ápices conectados por una línea hialina y desnuda; en el gáster el hipopigidio alcanza el ápice; ovipositor siempre excerto, la región expuesta presenta el diámetro uniforme. Macho: siempre completamente oscuro con un lustre verde metálico; alas hialinas, de lo contrario las alas se parecen al macho de *Cheiloneurus*. Biología: hiperparasitoides en una amplia gama de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Distribución: cosmopolita con aproximadamente 30 especies descritas. Una especie frecuentemente encontrada en el Caribe y en Sudamérica es *P. dactylopii*. Identificación: India (Fatima y Shafee 1993).

Pseudaphycus (Encyrtinae)

Longitud aproximada entre 0.8 y 1.5 mm. Hembra: cuerpo generalmente amarillo o naranja; antena con cinco segmentos funiculares cortos, transversos a cuadrados y relativamente largos; maza con tres segmentos, casi siempre blancos y contrastan con los funículos oscuros; región del frente-vértice menos de un tercio del ancho de la cabeza; palpos maxilares con tres o cuatro segmentos; palpos labiales con dos o tres

segmentos; hipopigidio alcanza el ápice del gáster; ovipositor por lo menos ligeramente excerto. Macho: similar a la hembra pero con maza sólida. Biología: parasitoides primarios de cochinillas (Hemiptera: Pseudococcidae). Identificación: especies mundiales (Gahan 1946), especies adicionales del Neotrópico (Bennett 1955), especies adicionales del Viejo Mundo (Compere y Zinna 1955) y otras especies neotropicales (De Santis 1964).

Psyllaephagus (Encyrtinae)

Longitud entre 0.9 y 2.5 mm. Cabeza y tórax de la mayoría de las especies verde metálico; margen occipital redondeado, agudamente carenado; en pocas excepciones la mandíbula presenta un diente trunco, ancho y recto; ala anterior con vena marginal punctiforme o escasamente más larga que ancha (en algunas especies australianas); vena posmarginal bien desarrollada; línea calva no interrumpida; mesoscudo lateralmente sin evidentes huecos o depresiones anteriores a la tégula, tocando la axila; mesopleura extendida posteriormente, en vista lateral se separa claramente de la base del gáster por el propodeo. Hembra: funículo de seis segmentos, maza de dos o tres segmentos; hipopigidio no alcanza el ápice del gáster; ovipositor escondido a bien expuesto. Macho: funículo de seis segmentos, los segmentos varían de cilíndricos con sedas muy largas a ensanchados y aplanados con muy pocas sedas cortas que dan una apariencia de flagelo serrado (Figura 76.20); maza sin segmentación. Biología: parasitoides primarios de ninfas de Psyllidae y Triozidae (Hemiptera). Distribución: un género cosmopolita, contiene más de 200 especies descritas, pero con una relativa y pobre representación en el Nuevo Mundo: solo 19 especies descritas. Identificación: Paleártico (Trjapitzin 1982, 1989); Sudáfrica (Prinsloo 1981); Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1984); Costa Rica (Noyes y Hanson 1996).

Rhytidothorax (Encyrtinae)

Longitud entre 0.5 y 2.5 mm. Cuerpo ligeramente robusto y a menudo fuertemente metálico, aunque muchas especies conocidas son completamente anaranjadas; cabeza con la margen occipital aguda; mandíbula generalmente delgada, larga y en forma de hoz, con uno o dos dientes, aunque en algunas especies las mandíbulas son relativamente anchas con tres dientes subiguales; proceso interantenal característico y en vista lateral ligeramente proyectado hacia la margen de la boca; ojos visiblemente pilosos; escudelo frecuentemente con esculturaciones más profundas que las del mesoscudo, aunque varias especies presentan el escudelo completamente liso; ala anterior con la vena marginal al menos tres o cuatro veces tan larga como ancha; vena estigmal un poco más corta, vena posmarginal puede ser igual o más larga que la estigmal; región media del propodeo usualmente larga, generalmente por lo menos un sexto más larga que el escudelo, a veces con una carena bien definida y característicamente esculpida. Hembra: escapo antenal con varias sedas a lo largo de su margen ventral; segmentos funiculares proximales más largos que los segmentos distales; ovipositor nunca expuesto, con placas externas anchas y la tercera válvula inmóvil y fusionada, y casi indistinguible del segundo valvífer. Macho: generalmente similar a la hembra pero todos los segmentos funiculares son mucho más largos que anchos y revestidos con largas sedas. Biología: desconocida, pero probablemente son parasitoides de fases inmaduras de Díptera o Coleoptera. Distribución: circuntropical o subtropical, muy común en bosques de vegetación baja y actualmente incluye 15 especies descritas, aunque probablemente es el género más grande de Encyrtidae, quizás con más de 1.000 especies que se encuentran exclusivamente en el Neotrópico. Identificación: India (Singh y Agarwal 1993); Indo-Pacífico (Noyes y Hayat 1984); Argentina, como *Parastenoterys* (De Santis 1964, 1967).

Literatura citada

- Alam, S. M. 1957. Taxonomy of some encyrtid parasites (Hymenoptera, Chalcidoidea) of British scale insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 109(15):421-466.
- Alam, S. M. 1959. The life-history and the larval anatomy of *Euaphycus variolosus* Alam (Hymenoptera, Encyrtidae) - an endoparasite of *Asterolecanium variolosum* Ratzb. (Hemiptera, Coccidae). *Proceedings of the Zoological Society of Calcutta* 12(1):35-40.
- Anga, J. M. y J. S. Noyes. 1999. A revision of the African and Malagasy species of the genus *Leptomastix* (Hymenoptera, Encyrtidae), parasitoids of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology Series)* 68(2):93-128.
- Anis, S. B. y M. Hayat. 2002. A revision of the Indian species of *Cheiloneurus* Westwood (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae). *Oriental Insects* 36:129-209.
- Annecke, D. P. y M. J. Mynhardt. 1971. The species of the *zebratus*-group of *Metaphycus* Mercet (Hym. Encyrtidae) from South Africa, with notes on some extra-limital species. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 83:322-360.
- Annecke, D. P. y M. J. Mynhardt. 1972. The species of the *insidiosus*-group of *Metaphycus* Mercet in South Africa with notes on some extra-limital species (Hymenoptera, Encyrtidae). *Revue de Zoologie et de*

- Botanique Africaines* 85:227-274.
- Annecke, D. P. y M. J. Mynhardt. 1981. The species of the *asterolecanii*-group of *Metaphycus* Mercet (Hymenoptera: Encyrtidae) from South Africa with notes on some extralimital species. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 44(1):1-68.
- Ashmead, W. H. 1900. On the genera of chalcid-flies belonging to the subfamily Encyrtinae. *Proceedings of the United States National Museum* 22:323-412.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic insects*. American Elsevier Publishing Co. Inc., New York.
- Bennett, F. D. 1955. Encyrtidae from Trinidad, B. W. I. 1. Three species of *Pseudaphycus* reared from mealybugs. *The Canadian Entomologist* 87(9):413-416.
- Bennett, F. D. y J. W. Hughes. 1963. Studies on the life history and biological control of the spittlebug, *Clastoptera undulata* Uhler (Cercopidae: Homoptera). *Entomophaga* 8(1):49-66.
- Boussienguet, J. 1988. Morphologie et biologie d'*Anagyrus nyombae*, n. sp., parasite de *Phenacoccus manihoti*, au Gabon (Hymenoptera, Encyrtidae: Homoptera, Pseudococcidae). *Revue Française d'Entomologie (N.S.)* 10(3):277-283.
- Burks, B. D. 1972. The genus *Hexacladia* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 74(4):363-371.
- Compere, H. 1937. The species of *Aenasius*, encyrtid parasites of mealybugs. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 9:383-404.
- Compere, H. 1938. A report on some miscellaneous African Encyrtidae in the British Museum. *Bulletin of Entomological Research* 29:315-337.
- Compere, H. 1940. The African species of *Metaphycus* Mercet. *Bulletin of Entomological Research* 31(1):7-33.
- Compere, H. y G. Zinna. 1955. Tre nuovi generi e cinque nuove specie di Encyrtidae. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo Silvestri»*, Portici 14:94-116.
- Costa Lima, A. M. da. 1930. Sobre insectos que vivem em maracujás (*Passiflora* spp.). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro* 23(3):159-162.
- Cruz, Y. P. 1981. A sterile defender morph in a polyembryonic hymenopterous parasite. *Nature, London* 294:446-447.
- Cruz, Y. P. 1986. The defender role of the precocious larvae of *Copidosomopsis tanytmemus* (Encyrtidae, Hymenoptera). *Journal of Experimental Zoology* 237:309-318.
- De Santis, L. 1964. Encírtidos de la República Argentina (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Anales de la Comisión de Investigación Científica Provincia de Buenos Aires Gobernación* 4:9-422.
- De Santis, L. 1967. Adiciones a la fauna argentina de encírtidos: I. (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Acta Zoologica Lilloana* 23:67-75.
- Dean, H. A., M. F. Schuster, J. C. Boling y P. T. Riherd. 1979. Complete biological control of *Antonina graminis* in Texas with *Neodusmetia sangwani* (a classic example). *Bulletin of the Entomological Society of America* 25:262-267.
- Doutt, R. L. 1947. Polyembryony in *Copidosoma koehleri* Blanchard. *American Naturalist* 81:435-453.
- Embleton, A. L. 1904. On the anatomy and development of *Comys infelix* Embleton, a hymenopterous parasite of *Lecanium hemisphaericum*. *Transactions of the Linnean Society of London* 9(2):231-254.
- Erdős, J. y S. Novicky. 1955. Genera encyrtidarum regionis palaearcticae. *Beiträge zur Entomologie* 5:165-202.
- Evans, G. A. 1995. Discovery of the male of *Ageniaspis citricola* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoid of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Florida Entomologist* 78(1):134-136.
- Fatma, A. y S. A. Shafee. 1993. Studies on the taxonomy of the Indian encyrtids (Hymenoptera: Encyrtidae). *Aligarh Muslim University Publication, Zoological Series on Indian Insect Types* 15:1-141.
- Fidalgo, A. P. 1983. Contribución al conocimiento del género *Encyrtus* Latreille en la República Argentina (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae). *Acta Zoologica Lilloana* 37:69-75.
- Flanders, S. E. 1944. Observations on *Comperiella bifasciata*, an endoparasite of diaspine coccids. *Annals of the Entomological Society of America* 37(3):365-371.
- Gahan, A. B. 1914. A new species of *Cheiloneurus* with a key to the described species from the United States. *Annals of the Entomological Society of America* 7(3):247-248.
- Gahan, A. B. 1946. Eight new species of chalcid-flies of the genus *Pseudaphycus* Clausen, with a key to the species. *Proceedings of the United States National Museum* 96:311-327.
- Gerding, M., H. Norumbuena, A. France y F. Rodriguez. 2001. Importation and release of natural enemies in Chile, pp. 580-584, en: *Abstracts, VII Simposio de Controle Biológico*. Junho 3-7, Poços de Caldas, Minas Gerais, Brasil CD.
- Gibson, G. A. P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with a revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 149:1-121.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Gordh, G. y V. A. Trjapitzin. 1980. Encyrtids of the tribe Acroaspidiini (Hymenoptera, Encyrtidae). *Entomologicheskoe Obozrenie* 59(4):872-885.
- Grbić, M. y M. R. Strand. 1991. Intersexual variation in the precocious larvae of the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum*. *Colloques de l'INRA* 56:25-28.
- Grbić, M., P. J. Ode y M. R. Strand. 1992. Sibling rivalry and brood sex ratios in polyembryonic wasps. *Nature, London* 360(6401):254-256.
- Guerrieri, E. y J. S. Noyes. 2000. Revision of European species of genus *Metaphycus* Mercet (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae), parasitoids of scale insects. *Systematic Entomology* 25:147-222.
- Hafez, M., M. F. S. Tawfik y A. Raouf. 1970. On the population dynamics of the black scale *Chrysomphalus ficus*

- Ashm. in the U.A.R. III. On the bionomics of *Habrolepis pascuorum* Mercet (Hym.: Encyrtidae), a parasite of the black scale *Chrysomphalus ficus* Ashm. *Technical Bulletin, United Arab Republic, Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, Plant Protection Department* 2:33-89.
- Hanks, L. M., T. D. Paine y J. G. Millar. 1996. Tiny wasp helps protect eucalyptus from eucalyptus longhorned borer. *California Agriculture* 50(3):14-16.
- Harvey, J. A., L. S. Corley y M. R. Strand. 2000. Competition induces adaptive shifts in caste ratios of a polyembryonic wasp. *Nature, London* 406:183-185.
- Hodkinson, I. 1999. Successful introduction of an Australia encyrtid wasp into the UK for the biocontrol of eucalyptus [sic] psyllid in the field. *Bulletin of the British Ecological Society* 30(4):42.
- Hoffer, A. 1955. The phylogeny and taxonomy of the family Encyrtidae (Hym. Chalcidoidea). *Acta Musei Nationalis Pragae B* 11:1-22.
- Hoy, M. A. 2000. The David Rosen lecture: Biological control in citrus. *Crop Protection* 19(8/10):657-664.
- Huang, D. W. y J. S. Noyes. 1994. A revision of the Indo-Pacific species of *Ooencyrtus* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoids of the immature stages of economically important insect species (mainly Hemiptera and Lepidoptera). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology Series)* 63(1):1-136.
- Kairo, M. T. K., G. V. Pollard, D. D. Peterkin y V. F. Lopez. 2000. Biological control of the hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green (Hemiptera: Pseudococcidae) in the Caribbean. *Integrated Pest Management Reviews* 5(4):241-254.
- Kanuck, M. J. y D. J. Sullivan. 1992. Ovipositional behaviour and larval development of *Aphidencyrtus aphidivorus* (Hymenoptera: Encyrtidae), an aphid hyperparasitoid. *Journal of the New York Entomological Society* 100(3):527-532.
- Kaul, K. y M. M. Agarwal. 1986. Taxonomic studies on encyrtid parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of India (with XVII plates). *Aligarh Muslim University Publication, Zoological Series on Indian Insect Types* 13:i-v, 1-89.
- Kazmi, S. I. y M. Hayat. 1998. Revision of the Indian Copidosomatini (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae). *Oriental Insects* 32:287-362.
- Kerrich, G. J. 1967. On the classification of the anagryne Encyrtidae, with a revision of some of the genera (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* 20(5):143-250.
- Kerrich, G. J. 1978. A revision of the dinocarsiine Encyrtidae with a study of the genus *Pelmatencyrtus* De Santis (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 62(2):109-159.
- Kerrich, G. J. 1982. Further systematic studies on tetracnemine Encyrtidae (Hym. Chalcidoidea) including a revision of the genus *Apoanagyrus* Compere. *Journal of Natural History* 16:399-430.
- Kfir, R. y D. Rosen. 1980. Biological studies on *Microterys flavus* (Hymenoptera: Encyrtidae), a primary parasite of soft scales. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 43(2):223-238.
- LaSalle, J. y J. S. Noyes. 1985. New family placement for the genus *Cynipencyrtus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Tanaostigmatidae). *Journal of the New York Entomological Society* 93(4):1261-1264.
- Linares, B., J. Hernández, J. Morillo y L. Hernández. 2001. Introduction of *Ageniaspis citricola* Logvinovskaya, 1983 (Hymenoptera: Encyrtidae) for controlling the citrus leaf miner *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae) in Yaracuy State, Venezuela. *Entomotropica* 16(2):143-145.
- Maple, J. D. 1947. The eggs and first instar larvae of Encyrtidae and their morphological adaptations for respiration. *University of California Publications in Entomology* 8(2):25-117.
- Meyerdirk, D. E. 2000. Biological control of the pink hibiscus mealybug *Maconellicoccus hirsutus* (Green) in the Caribbean, p. 400, en: *Abstracts, XXI International Congress of Entomology* 1. August 20-26, Brazil.
- Michaud, J. P. 2002. Classical biological control: a critical review of recent programs against citrus pests in Florida. *Annals of the Entomological Society of America* 95(5):531-540.
- Moursi, A. A. 1948a. Contributions to the knowledge of the natural enemies of mealybugs. 2. *Anagyrus kamali* Moursi, a parasite of the hibiscus mealybug *Phenacoccus hirsutus* Green (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin de la Société Fouad Ier d'Entomologie, Le Caire* 32:9-16.
- Moursi, A. A. 1948b. Contributions to the knowledge of the natural enemies of mealybugs. 3. *Anagyrus aegyptiacus* Moursi, a parasite of the Lebbek mealybug *Phenacoccus filamentosus* Ckll. (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin de la Société Fouad Ier d'Entomologie, Le Caire* 32:17-32.
- Narasimham, A. U. y M. J. Chacko. 1988. *Rastrococcus* spp. (Hemiptera: Pseudococcidae) and their natural enemies in India as potential biological control agents for *R. invadens* Williams. *Bulletin of Entomological Research* 78(4):703-708.
- Neuenschwander, P. 2001. Biological control of the cassava mealybug in Africa: a review. *Biological Control* 21(3):214-229.
- Neuenschwander, P., W. N. O. Hammond, A. P. Gutiérrez, A. R. Cudjoe, R. Adakloe, J. U. Baumgaertner y U. Regev. 1989a. Impact assessment of the biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Hemiptera, Pseudococcidae), by the introduced parasitoid, *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) (Hymenoptera, Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research* 79(4):579-594.
- Neuenschwander, P., T. Haug, O. Ajoune, H. Davis, B. Akinwumi y E. Madojemu. 1989b. Quality requirements in natural enemies used for inoculative release: practical experience from a successful biological control programme. *Journal of Applied Entomology* 108(4):409-420.
- Neuenschwander, P., W. N. O. Hammond, O. Ajuonu, A. Gado,

- N. Echendu, A. H. Bokonon-Ganta, R. Allomasso e I. Okon. 1990. Biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) by *Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae) in West Africa, as influenced by climate and soil. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 32(1-2):39-55.
- Norgaard, R. B. 1988. Economics of the cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti*; Hom.: Pseudococcidae) biological control programme in Africa. *Entomophaga* 33(1):1-6.
- Noyes, J. S. 1985. A review of the Neotropical species of *Ooencyrtus* Ashmead, 1900 (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Natural History* 19:533-554.
- Noyes, J. S. 1988. *Copidosoma truncatellum* (Dalman) and *C. floridanum* (Ashmead) (Hymenoptera, Encyrtidae), two frequently misidentified polyembryonic parasitoids of caterpillars (Lepidoptera). *Systematic Entomology* 13(2):197-204.
- Noyes, J. S. 2000. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 1. The subfamily Tetracneminae, parasitoids of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 62:1-355.
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001*. 2nd ed. CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.
- Noyes, J. S. 2004. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 2. *Metaphycus* and related genera, parasitoids of scale insects (Coccoidea) and whiteflies (Aleyrodidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 73:459.
- Noyes, J. S. y M. Hayat. 1984. A review of the genera of Indo-Pacific Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* 48:131-395.
- Noyes, J. S. y M. Hayat. 1994. *Oriental mealybug parasitoids of the Anagyrini (Hymenoptera: Encyrtidae)*. CAB International, Oxon, UK.
- Noyes, J. S. y P. Hanson. 1996. Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of Costa Rica: The genera and species associated with jumping plant-lice (Homoptera: Psyllodea). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology Series)* 65(2):105-164.
- Noyes, J. S. y M. E. Schauff. 2003. New Encyrtidae (Hymenoptera) from papaya mealybug (*Paracoccus marginatus* Williams and Granara de Willink) (Homoptera: Sternorhyncha: Pseudococcidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(1):180-185.
- Parra, J. R. P. 2002. Restrictions to the use of biological control in Brazil. *Documentos - EMBRAPA Soja* 180:61-64.
- Prinsloo, G. L. 1981. On the encyrtid parasites (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with psyllids (Homoptera: Psyllodea) in southern Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 44:199-244.
- Prinsloo, G. L. 1983. The southern African species of *Gyranoidea* Compere (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 46:103-113.
- Prinsloo, G. L. 1987. A revision of the genus *Ooencyrtus* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) in sub-saharan Africa. *Entomology Memoir, Department of Agriculture and Water Supply, Republic of South Africa* 67:1-46.
- Prinsloo, G. L. 1988. A review of the encyrtid wasp tribe Aenasiini, with descriptions of new Afrotropical taxa (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Journal of Natural History* 22:1465-1482.
- Prinsloo, G. L. 1991. Revision of the Afrotropical species of *Encyrtus* Latreille (Hymenoptera: Encyrtidae). *Entomology Memoir of the Department of Agricultural Development of the Republic of South Africa* 84:1-30.
- Prinsloo, G. L. 1998. Poorly known and newly recorded species of mealybug parasitoids of the genus *Anagyrus* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) from South Africa. *African Plant Protection* 4(2):81-90.
- Prinsloo, G. L. 2001. The afrotropical species of *Leptomastidea* Mercet (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitoids of mealybugs. *Journal of Hymenoptera Research* 10(2):145-162.
- Rasplus, J. Y., D. Pluot-Sigwalt, J. F. Lloa y G. Couturier. 1990. *Hexacladia linci*, n. sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) endoparasite de *Lincus malevolus* Rolston (Heteroptera: Pentatomidae) au Perou. *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* 26(2):255-263.
- Rosen, D. 1969. A systematic study of the genus *Acerophagus* F. Smith with descriptions of new species (Hym. Encyrtidae). *Hilgardia* 40:41-72.
- Sharkov, A. V. 1988. On the taxonomic position of encyrtids of the genera *Eucoccidophagus*, *Quadrencyrtus*, *Oriencyrtus* and *Mira* (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Zoologicheskii Zhurnal* 67(8):1251-1254 (en ruso).
- Sharkov, A. y J. B. Woolley. 1997. A revision of the genus *Hambletonia* Compere (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Hymenoptera Research* 6(2):191-218.
- Shi, Z. Y., H. Z. Wang, S. G. Si y G. P. Wang. 1994. Two new species of the genus *Cheiloneurus* from China (Hymenoptera: Encyrtidae). *Acta Agriculturae Universitatis Henanensis* 28(1):25-28.
- Simutnik, S. A. 2001. A find of encyrtid wasp (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae) in Late Eocene Rovno amber. *Vestnik Zoologii, Kiev* 35(6):81-84, 102.
- Simutnik, S. A. 2002. A new genus of encyrtid wasp (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae) from Late Eocene Rovno amber (Ukraine). *Vestnik Zoologii, Kiev* 36(4):99-102.
- Singh, S. 1997. Description of a new and notes on some other species of *Encyrtus* (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitising scale insects in Assam, India. *Oriental Insects* 31:419-426.
- Singh, S. y M. M. Agarwal. 1993. First record of the genus *Rhytidothorax* (Chalcidoidea: Encyrtidae) from India with description of two new species from Assam. *Oriental Insects* 27:139-150.
- Strand, M. R., J. A. Johnson y J. D. Culin. 1990. Intrinsic interspecific competition between the polyembryonic parasitoid *Copidosoma floridanum* and solitary

- endoparasitoid *Microplitis demolitor* in *Pseudoplusia includens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 54(3):275-284.
- Sugonjaev, E. S. y G. Gordh. 1981. Taxonomy and trophic relations of encyrtids of the genus *Encyrtus* Latr. (Hymenoptera, Encyrtidae) of Holarctic Region. *Entomologicheskoe Obozrenie* 60(4):883-897 (en ruso; traducción al inglés: *Entomological Review, Washington* 60(4):124-129).
- Swezey, O. H. 1931. *Litomastix floridana* (Ashm.), a recent immigrant in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 7(3):419-421.
- Tachikawa, T. 1963. Revisional studies of the Encyrtidae of Japan (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of Ehime University* 9(6):1-264.
- Timberlake, P. H. 1919. Observations on the sources of Hawaiian Encyrtidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 4:183-196.
- Timberlake, P. H. 1924. The parasites of *Pseudococcus maritimus* (Ehrb.) in California (Hym.: Chalc.). Part 1. Taxonomic studies. *University of California Publications in Entomology* 3:223-251.
- Trjapitzin, V. A. 1972. Encyrtidae (Hymenoptera) collected by Soviet-Mongolian zoological expeditions in 1967-1969. I. *Nasekomye Mongolii* 1:613-644.
- Trjapitzin, V. A. 1973a. Classification of the parasitic Hymenoptera of the family Encyrtidae (Chalcidoidea). Part II. Subfamily Encyrtinae Walker, 1837. *Entomologicheskoe Obozrenie* 52(2):416-429 (en ruso; traducción al inglés: 1975. *Entomological Review, Washington* 52:287-295).
- Trjapitzin, V. A. 1973b. The classification of the family Encyrtidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). Part 1. Survey of the systems of classification. The subfamily Tetracneminae Howard, 1892. *Entomologicheskoe Obozrenie* 52(1):163-175 (en ruso; traducción al inglés: 1975. *Entomological Review, Washington* 52:118-125).
- Trjapitzin, V. A. 1978. Hymenoptera II. Chalcidoidea 7. Encyrtidae. *Opredeliteli Nasekomykh Evropeyskoy Chasti SSR* 3:236-328 (en ruso).
- Trjapitzin, V. A. 1982. Key to Palaearctic species of the genus *Psyllaephagus* (Hym.: Encyrtidae). *Entomophaga* 26(4):395-399.
- Trjapitzin, V. A. 1989. Parasitic Hymenoptera of the fam. Encyrtidae of Palaearctics. *Opredeliteli po Faune SSSR. Zoologicheskim Institutom Akademii Nauk SSR, Leningrad* 158:1-489 (en ruso).
- Umeh, E. D. N. 1988. Development, oviposition, host feeding and sex determination in *Epidinocarsis lopezi* De Santis (Hymenoptera, Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research* 78(4):605-612.
- Voynovich, N. D. y E. S. Sugonjaev. 1989. Peculiarities of parasitism of chalcids (Hymenoptera, Chalcidoidea) on soft scales (Homoptera, Coccoidea). IV. Biology and preimaginal stages of *Microterys lunatys* [sic!] Dalman - Parasite and predator of *Physokermes hemicryphus* Dalman. *Trudy Zoologicheskogo Instituta. Akademiya Nauk SSSR, Leningrad* 191:31-41.
- Weseloh, R. M. 1969. Biology of *Cheiloneurus noxius*, with emphasis on host relationships and oviposition behavior. *Annals of the Entomological Society of America* 62(2):299-305.
- Willink, E. y D. Moore. 1988. Aspects of the biology of *Rastrococcus invadens* Williams (Hemiptera: Pseudococcidae) a pest of fruit crops in West Africa and one of its primary parasitoids *Gyranoidea tebygi* Noyes (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research* 78(4):709-716.
- Zamudio, M. P., E. Willink, D. Figueroa, G. Zaia, S. Toledo y H. Salas. 2000. Biological control of the citrus leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae) in northwest Argentina, p. 428, en: *Abstracts, XXI International Congress of Entomology* 1. August 20-26, Brazil.
- Zeya, S. B. y M. Hayat. 1993. A review of the Indian species of *Metaphycus* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Oriental Insects* 27:185-210.

Familia Aphelinidae

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Longitud del cuerpo 2 mm o menos, con esclerotización relativamente liviana, coloración frecuentemente oscura pero la mayoría con lustre metálico confuso; antena usualmente con máximo 6 flagelómeros distinguibles (rara vez con 7 a 9 flagelómeros, algunos de éstos en forma de anillos y no fácilmente visibles); hembras con máximo 4 flagelómeros distinguibles entre el pedicelo y la maza antenal; machos sin maza antenal distinguible; pronoto, por lo común, claramente más corto que la mitad de la longitud del mesoscudo y con frecuencia lineal en vista dorsal; mesoscudo con notaulos más o menos rectos, completos y ampliamente separados de la articulación transescudal, cerca de los ángulos anteromediales de las axilas; axilas relativamente pequeñas, con ángulos anteromediales ampliamente separados, por lo general, parcialmente avanzados en posición anterior al escudelo; prepecto plano en la parte posterior al pronoto, con punto de articulación anterodorsal a (Eriaporinae) o posterior a (algunos Aphelininae) la inserción del músculo pl2-t2c, algunas veces también con puntal o refuerzo prepectal interno entre el ángulo ventral del prepecto y el mesoscudo (algunos Aphelininae); individuos usualmente con alas completamente desarrolladas pero algunas hembras subápteras; ala anterior con vena marginal relativamente larga, vena estigmal corta y vena posmarginal ausente o no extendida más allá del punto en línea con el ápice de la vena estigmal (Aphelininae), o las venas estigmal y posmarginal ambas largas pero entonces el paraestigma (parte apical y curva de la vena submarginal) usualmente se extiende como una espina dentro de la membrana, detrás de la vena submarginal y con 1 o 2 cerdas conspicuamente

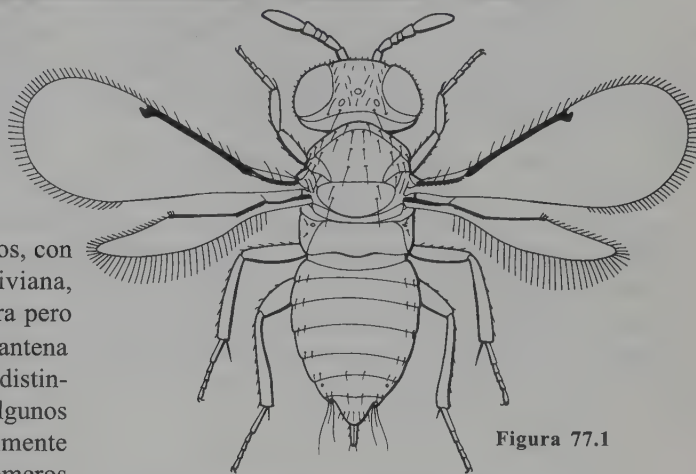


Figura 77.1

largas (Eriaporinae); mesopleura usualmente con mesepisterno distinguible y mesepímero separado por un fino surco y entonces con o sin acropleura subalar pequeña, pero la acropleura algunas veces ensanchada y muy rara vez comprendiendo la mesopleura entera; mesotórax en vista ventral sin área membranosa anterior a la mesocoxa (excepto en *Coccobius*); placa mesotrocantinal y metasterno contiguos (requiere remoción de la mesocoxa para observar) y con metasterno extendido anterior y ventralmente a la placa mesotrocantinal (entonces el foso metasternal ampliamente separado de la margen anterior del metasterno, Aphelininae) o placa mesotrocantinal extendida dorsalmente a la margen transversa del metasterno (entonces foso metasternal muy cercano a la margen anterior del metasterno, Eriaporinae); protibia con espolón apical curvo y relativamente largo; mesotibia dorsoapicalmente y mesotarso ventralmente, sin estaquitas (excepto algunos *Eutrichosomella*); espolón mesotibial relativamente largo, con frecuencia robusto; metatibia algunas veces con cerdas largas y conspicuas (mayoría de Eriaporinae); tarsos usualmente con 5 tarsómeros, menos comúnmente con 4; propodeo casi siempre conspicuamente transverso, con metasoma ampliamente unido al mesosoma; cercos no conspicuamente localizados anteriormente (Figura 77.1).

Biología

Junto con Encyrtidae, Aphelinidae es una de las familias más importantes de calcidoideos utilizados para el control biológico de plagas. Las especies son primariamente endoparasitoides o ectoparasitoides cenobiontes, o hiperparasitoides, mayormente de Aleyrodoidea, Aphidoidea, Psylloidea, y especialmente Coccoidea (Hemiptera), sin embargo, también parasitan huevos de Lepidoptera y Orthoptera; algunos atacan huevos, larvas y pupas de Diptera, y otros pueden atacar larvas de otros calcidoideos y Dryinidae (Yasnosh 1979; Hunter *et al.* 1996).

La familia es bien conocida por sus complicados modos de desarrollo diferencial y parasitismo de los sexos. En algunas especies las hembras son endoparasitoides y los machos ectoparasitoides de las mismas especies hospederas, incluso en otras especies los machos son hiperparasitoides de las hembras de sus propias especies (adelfoparasitismo o autoparasitismo obligado), de otras especies de afelinidos (adelfoparasitismo facultativo), o de otros parasitoides primarios.

Comentarios

Los afelinidos están ampliamente distribuidos. Se han descrito unas 1.120 especies y cerca de 100 géneros, aunque solamente cerca de 40 son reconocidos como válidos. Los conceptos de la familia y sus relaciones son aún insatisfactorias; incluso los afelinidos se han clasificado como subfamilia de Encyrtidae o Eulophidae. La clasificación de la familia es altamente inestable con al menos once propuestas

(Bouček 1988; Hayat 1994, 1998). Gibson *et al.* (1999) revisan con detalle las distintas clasificaciones internas de la familia y su relación con Signiphoridae o incluso Trichogrammatidae.

Woolley (1988) propone que Aphelinidae es parafilético en relación con Signiphoridae, y que los géneros *Azotus* y *Ablerus* están más relacionados con Signiphoridae que con Aphelinidae. La ubicación taxonómica de algunos géneros es problemática; es el caso de los géneros de la subfamilia Eriaporinae, que en algunas ocasiones se ubican en la familia Euryischidae. Debido a que los especímenes difieren de Aphelinidae *s. str.* por tener las venas estigmal y postmarginal bien desarrolladas.

Gibson (1989) propone que Aphelinidae y Signiphoridae son grupos hermanos, basado en la estructura del metasterno. Este autor sugiere que los Eriaporinae están incorrectamente clasificados en Aphelinidae, basado en la estructura del metasterno y del prepecto. Sin embargo, las relaciones exactas de Aphelinidae con otros grupos son inciertas. Gauthier *et al.* (2000) reducen la familia Elasmidae a tribu de Aphelininae y esa es la propuesta que se sigue aquí.

Referencias

Hayat (1983) y Yasnosh (1983) ofrecen claves para los géneros del mundo (Yasnosh no incluye géneros Eriaporinae); Yasnosh (1976, 1979) revisa la clasificación de subfamilias y lista los hospederos para los géneros. De Santis (1948) trata la fauna de Argentina; Rosen y DeBach (1979) revisan *Aphytis* para el mundo. Compere (1947), Shafee (1975) y Hayat y Verma (1980) discuten la clasificación de los géneros eriaporinos. Flanders (1967) relaciona el adelfoparasitismo con el comportamiento de oviposición.

Literatura citada

- Bouček, Z. 1988. An overview of the higher classification of the Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera), pp. 11-23, en: Gupta, V. K. (ed.). *Advances in parasitic Hymenoptera research*. E. J. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Compere, H. 1947. A new genus and species, *Eurymyiocnema aphelinoidea* (Hymenoptera, Aphelinidae), and a history of the genera *Euryschia* Riley and *Myionema* Ashmead. *Bulletin of Entomological Research* 38(3):381-388.
- De Santis, L. 1948. Estudio monográfico de los afelinidos de la República Argentina (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Revista del Museo de La Plata* 5(32):23-280.
- Flanders, S. E. 1967. Deviate-ontogenesis in the aphelinid male (Hymenoptera) associated with the ovipositional behavior of the parental male. *Entomophaga* 12(5):415-427.
- Gauthier, N., J. LaSalle, D. L. J. Quicke y H. C. J. Godfray. 2000. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmids are derived eulophids. *Systematic Entomology* 25:521-539.
- Gibson, G. A. P. 1989. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) -An alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28:125-138.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Hayat, M. 1983. The genera of Aphelinidae of the world. *Systematic Entomology* 8(1):63-102.
- Hayat, M. 1994. Notes on some genera of the Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with comments on the

- classification of the family. *Oriental Insects* 28:81-96.
- Hayat, M. 1998. Aphelinidae of India (Hymenoptera: Chalcidoidea): a taxonomic revision. *Memoirs on Entomology, International* 13:1-416.
- Hayat, M., y M. Verma. 1980. The aphelinid subfamily Eriaporinae (Hym.: Chalcidoidea). *Oriental Insects* 14(1):29-40.
- Hunter, M. S., M. Rose y A. Polaszek. 1996. Divergent host relationships of males and females in the parasitoid *Encarsia porteri* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 89:667-675.
- Rosen, D. y P. DeBach. 1979. *Species of Aphytis of the world* (Hymenoptera: Aphelinidae). Junk, The Hague.
- Shafee, S. A. 1975. A new family of Chalcidoidea (Insecta: Hymenoptera). *Records of the Zoological Survey of India* 68:21-31.
- Woolley, J. B. 1988. Phylogeny and classification of the Signiphoridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 13:465-501.
- Yasnosh, V. A. 1976. Classification of parasitic Hymenoptera of the family Aphelinidae (Chalcidoidea). *Entomological Review* 55(1):159-168.
- Yasnosh, V. A. 1979 (1980). Host-parasite relations in the family Aphelinidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Entomological Review* 58(4):61-70.
- Yasnosh, V. A. 1983. A review of the aphelinid genera (Hymenoptera, Aphelinidae) of the world. I. A key to the genera. *Entomological Review* 62(1):145-159.

CAPÍTULO 78

Familia Signiphoridae

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Cuerpo de 2 mm de longitud o menos; coloración brillante, con esculturación fina, rara vez con lustro muy ligeramente metálico, usualmente negros, marrón, o con manchas amarillas a anaranjadas; en vista dorsal cuerpo compacto, usualmente elíptico, mesosoma y metasoma muy ampliamente unidos entre sí, con los lados contiguos en vista dorsal y con las superficies dorsales más o menos aplanadas y en el mismo plano; antena con 2 a 5 flagelómeros, con 1 a 4 segmentos cuadrados en forma de anillo, y en ambos sexos maza antenal grande, usualmente alargada, delgada y sin división; mesoscuto transverso, sin notaulos; complejo escudelar —axilar transverso— subrectangular con la axila poco o no diferenciada, si poco diferenciada entonces pequeña y ampliamente separada; propodeo relativamente grande, con un área media triangular posteriormente puntuda, delineada por surcos finos; individuos alados a ápteros; borde marginal de las alas usualmente con sedas largas,

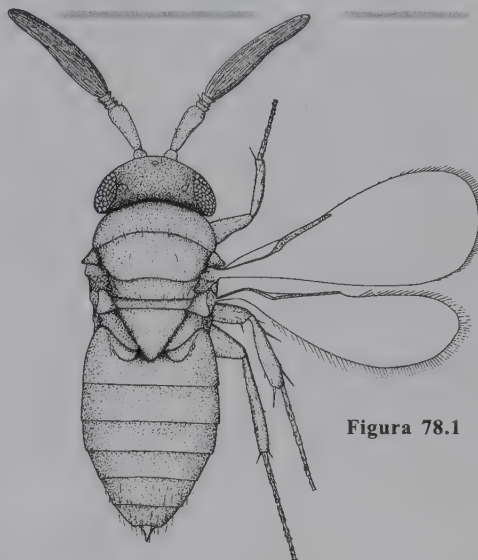


Figura 78.1

aunque la superficie de la membrana es glabra, excepto posiblemente por unas pocas sedas aisladas; ala anterior con la vena marginal corta a larga, con la vena estigmal sésil, y sin vena postmarginal; espolón protibial relativamente largo, curvo, y algunas veces pectinado; mesotibia usualmente con 2 a 4 cerdas o pestañas largas a través del margen dorsal y con un espolón largo, usualmente con espinas; tarsos con 5 tarsómeros; metasoma con los tergos transversos e iguales en longitud (Figura 78.1).

Filogenia, sistemática y distribución

Los signifóridos han sido incluidos como subfamilia de Encyrtidae o de Aphelinidae en algunas clasificaciones, pero su peculiar forma los sitúa entre los calcidoideos más fáciles de reconocer, a nivel de familia. Woolley (1988) sugiere que los signifóridos están relacionados con dos géneros de Aphelinidae (*Azotus* y *Ablerus*), lo cual implicaría que Aphelinidae es parafilética con respecto a Signiphoridae. Sin embargo, Gibson (1989) ofrece la hipótesis según la cual

Signiphoridae y Aphelinidae *s. str.* (excluyendo Eriaporinae) son grupos hermanos.

La familia algunas veces ha sido dividida en dos subfamilias, Signiphorinae y Thysaninae, con base en caracteres de alas y antenas; Signiphoridae y Thysanidae han sido usados como nombres de la familia. Signiphoridae es muy diversa en los trópicos y subtropicos del Nuevo Mundo. Se reconocen como válidos cuatro géneros y cerca de 80 especies. Woolley (1986, 1988, 1990) ofrece una discusión sobre la taxonomía y filogenia de la familia, con claves para géneros y para las especies grupo de *Signiphora*.

Biología

Muchos signifóridos son parasitoides de «Homoptera»,

especialmente de Coccidae y Aleyrodidae, aunque también de Aphidae y Psyllidae, bien como parasitoides primarios o, más comúnmente, como hiperparasitoides a través de Hymenoptera y Diptera.

Clave para los géneros de Signiphoridae

Tomado de Hanson 1995

- 1 Espolón de la tibia de la pata anterior con un peine de pelos finos; propodeo con un proceso posterior lameliforme; antena de la hembra usualmente con tres o menos anillos **Signiphora**
- Espolón de la tibia de la pata anterior sin peine de pelos finos; propodeo sin un proceso lameliforme; antena de la hembra usualmente sin anillos **2**
- 2(1) Ala anterior con más de cinco pelos sobre la vena marginal; fémur de la pata media con tres o cuatro espinas largas **Chartocerus**
- Ala anterior con cinco o menos pelos sobre la vena marginal; fémur de la pata media usualmente con una espina larga (rara vez más de una) **3**
- 3(2) Cabeza prognata, subrectangular en vista dorsal; antena de la hembra con cuatro anillos, la del macho con tres; tibia media subcilíndrica y sin espinas largas sobre su superficie dorsal **Clytina**
- Cabeza hipognata, generalmente circular en vistas dorsal y frontal; en ambos sexos, antena con cuatro anillos; tibia media se ensancha apicalmente y con espinas largas sobre su superficie dorsal **Thysanus**

Literatura citada

- Gibson, G. A. P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with a revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 149:1-121.
- Hanson, P. E. 1995. Signiphoridae, pp. 369-373, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Woolley, J. B. 1986. Signiphoridae or Thysanidae? A review of a problem in family-level nomenclature (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Bulletin of the Entomological Society of America* 32(2):91-96.
- Woolley, J. B. 1988. Phylogeny and classification of the Signiphoridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Systematic Entomology* 13:465-501.
- Woolley, J. B. 1990. Signiphoridae, pp. 167-176, en: Rosen, D. (ed.). *World crop pests. Armored scale insects: Their biology, natural enemies and control*. Vol. 4B. Elsevier, Amsterdam, Holanda.

CAPÍTULO 79

Familia Tetracampidae

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Cuerpo usualmente con brillo metálico; cabeza usualmente con carena occipital; antena con 9 o 10 flagelómeros (si hay maza antenal, esta es de 3 segmentos), o flagelo con 5 a 7 segmentos y usualmente con maza de 3 flagelómeros (rara vez éstos pueden fusionarse). En la subfamilia Tetracampinae la antena usualmente posee 10 flagelómeros, el primero de ellos en forma de anillo y no fácilmente visible, de tal forma que el funículo parece ser de 6, o muy rara vez, de 5 flagelómeros; pronoto usualmente transverso, cónico a alargado, o en forma de campana; mesoscudo usualmente con notaulos lineales completos; propodeo en el tercio medio glabro (algunos Tetracampinae) o sedoso con las sedas de cada lado dirigidas hacia la línea media (la mayoría de Tetracampinae); individuos alados; ala anterior usualmente con una vena marginal tenue y muy larga, y con la vena postmarginal extendida más allá del ápice de la vena estigmal, la cual es muy corta; espolón protibial corto y

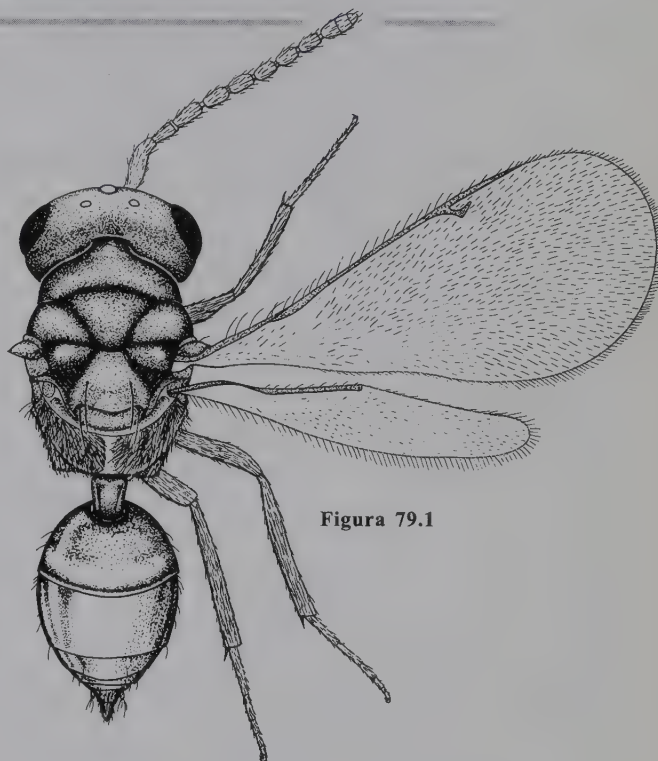


Figura 79.1

recto, apicalmente furcado; tarsos con 5 segmentos (hembras de Tetracampinae) o con 4 (machos de Tetracampinae); metasoma separado por una clara constricción del mesosoma; pecíolo transverso a más largo que ancho. Figura 79.1.

Sistemática y filogenia

La monofilia de la familia y sus relaciones dentro de Chalcidoidea no ha sido esclarecida todavía. Por consiguiente, no se puede ofrecer una diagnosis coherente de la familia; ha sido colocada «cerca» de Eulophidae o «intermedia» entre Pteromalidae y Eulophidae teniendo en cuenta el número de flagelómeros (Gibson *et al.* 1999). Por otra parte, tetracámpidos y rotoítidos se asemejan: ambos poseen el espolón protibial relativamente corto y recto (como en

eulófidos) aunque apicalmente furcados (estado primitivo, como en los pteromálidos). Muchos miembros de Tetracampinae (la subfamilia más común), poseen un patrón de sedas claras sobre el mesosoma. El dorso del mesosoma, usualmente incluyendo el propodeo y la axila, posee sedas conspicuas, excepto frecuentemente en el escudelo, el cual es virtualmente glabro, salvo por uno o dos pares de sedas laterales muy largas (similar a algunos eulófidos).

Se han descrito unos 15 géneros y 50 especies, aunque este grupo, conocido desde el Cretáceo, parece haber sido más común en el pasado. Se reconocen tres subfamilias

vivientes y tres fósiles de ámbar del Cretáceo. Noyes (2003) ofrece un catálogo de las especies del mundo. La familia es común en el Viejo Mundo y parece estar pobremente representada en América. De acuerdo con Hanson (1995) se registra para Costa Rica el género *Epiclerus*. Aparentemente el género *Dipriocampe* puede hallarse en la parte norte de Centroamérica. La familia parece estar ausente en Sudamérica. Bouček y Askew (1968) y Noyes (2003) ofrecen catálogos de la fauna del mundo. Hanson (1995) ofrece información sobre la familia en Centroamérica.

Biología

Las especies de Mongolocampinae son parasitoides de larvas de *Aphaniosoma* (Diptera: Chiromyidae), las cuales forman ensanchamientos en forma de agallas en hojas de *Nitraria*. Platynochaetinae, y algunos Tetracampinae, son parasitoides de larvas de Diptera que minan hojas y ramitas; otros Tetracampinae son endoparasitoides de huevos de Chrysomelidae (Coleoptera) y Diprionidae.

Literatura citada

- Bouček, Z. y R. R. Askew. 1968. Index of world Tetracampidae, pp. 3-19, en: Delucchi, V. y G. Remaudière (eds.). *Index of Entomophagous Insects* 4. Le Francois, Paris.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Wooley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- Hanson, P. E. 1995. Family Tetracampidae, pp. 376-377, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Noyes, J. S. 2003. *Universal Chalcidoidea database*. (URL: www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html) (fecha de consulta: junio 9 de 2004).

CAPÍTULO 80

Familia Rotoitidae

G. A. P. Gibson

Diagnosis

Longitud del cuerpo menor de 1 mm; micrópteros, ala anterior lanceolada, extendida solamente hasta la base del gáster; cuerpo amarillento y cubierto con sedas oscuras parecidas a cerdas; antena de la hembra con 14 segmentos y clava de seis segmentos, antena del macho con 13 segmentos y clava de cinco segmentos; ocelos ausentes; tarsos con cuatro seg-

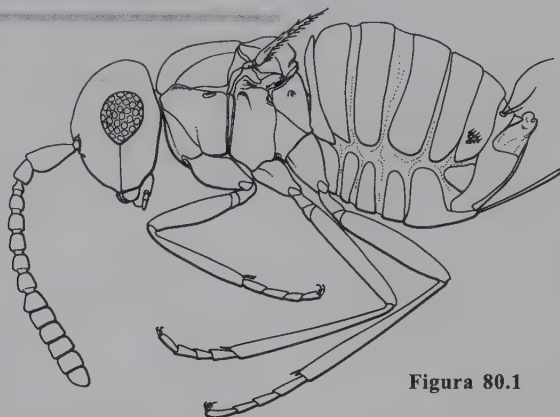


Figura 80.1

mentos; espolón protibial recto pero apicalmente bifurcado; penúltimo tergo gastral sin espiráculos (Figura 80.1).

Taxonomía y Filogenia

Rotoitidae comprende dos géneros monotípicos, *Chiloe* Gibson y Huber (2000) de Chile y *Rotoita* Bouček y Noyes (1987) de Nueva Zelanda. Esta familia se define solamente por la estructura antenal. Los machos de *Rotoita* no se conocen todavía, mientras que los machos de *C. micropteron* poseen una clava de cinco segmentos y las hembras de ambos géneros, *Rotoita* y *Chiloe*, presentan una maza de seis segmentos. La mayoría de los otros Chalcidoidea tienen como máximo 13 segmentos antenales incluyendo maza de tres segmentos, aunque unos muy escasos Pteromalidae descritos presentan maza de cuatro segmentos (LaSalle *et al.* 1997) y algunas veces una antena de 14 segmentos (Dzhanokmen 1979). Algunos Hymenoptera parasitoideos presentan antena de 14 segmentos (Gibson 1986), este número puede considerarse el plan general para Chalcidoidea. *Rotoita* es macróptero y difiere de *Chiloe* en una serie de características que son descritas e ilustradas por Gibson y Huber (2000). Las características que sostienen a Rotoitidae como el clado más basal de Chalcidoidea son: antena de la hembra con 14 segmentos, prepecto lineal que normalmente yace encerrado bajo la margen posterolateral del pronoto, y el fragma axilar como único lugar de origen

de los músculos mesotergales-trocanterales, aunque la estructura del ovipositor señala a Rotoitidae como el segundo clado más basal después de Mymaridae (Gibson *et al.* 1999).

Biología

No se conoce nada de la biología de los rotoítidos, aunque su talla corporal indica que pueden ser parasitoideos de huevos (Bouček y Noyes 1987). Las series tipo de *C. micropteron* se colectaron en trampas de bandeja en vegetación semiabierto de arbustos secundarios nativos y en crecimiento. Los métodos de colección sugieren un hospedero habitante del suelo en un hábitat de hojas en descomposición.

Distribución

La distribución disyunta de la familia en el Hemisferio Sur indica un origen gondwánico antiguo, dado que se estima que Nueva Zelanda se separó del resto de Gondwana casi 80 millones de años atrás, casi 10 a 20 millones antes de la separación de Australia de la Antártida y Sudamérica.

Literatura citada

- Bouček, Z. y J. S. Noyes. 1987. Rotoitidae, a curious new family of Chalcidoidea (Hymenoptera) from New Zealand. *Systematic Entomology* 12:407-412.
- Dzhanokmen, K. A. 1979. On the problem of the number of joints in antenas in the Pteromalidae. *Zoologicheskii Zhurnal* 75:1034-1040 (en ruso).
- Gibson, G. A. P. 1986. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). *The Canadian Entomologist* 118:205-240.
- Gibson, G. A. P. y J. T. Huber. 2000. Review of the family Rotoitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with description of a new genus and species from Chile. *Journal of Natural History* 34:2293-2314.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- LaSalle, J., A. Polaszek, J. S. Noyes y G. Zolnerowich. 1997. A new whitefly parasitoid (Hymenoptera: Pteromalidae: Eunotinae), with comments on its placement, and implications for classification of Chalcidoidea with particular reference to the Eriaporinae. *Systematic Entomology* 2:131-150.

CAPÍTULO 81

Familia Eulophidae

M. E. Schauff, M. Gates y J. La Salle

Diagnosis

Tarsos con 4 segmentos; antena generalmente con 2 a 4 segmentos funiculares (Figuras 81.1A, B, C), antena insertada en o debajo de la margen inferior del ojo; espolón tibial anterior corto y recto (Figura 81.3); metasoma constreñido en la base; vena marginal larga, varias veces más larga que ancha y extendida hasta la mitad de la longitud del ala anterior, venas estigmal y posmarginal frecuentemente cortas. Los eulófidos presentan un amplio rango de morfologías pero muchos son de cuerpo blando y se arrugan si se secan. Fluctúan en talla desde casi 0.5 a 6 mm y la mayoría encuentra entre 1 y 2 mm. Color altamente variable pero la mayor parte de las especies son marrón oscuro, negro, o con colores metálicos oscuros con amarillo; también son comunes las especies marrón claro. Los ma-

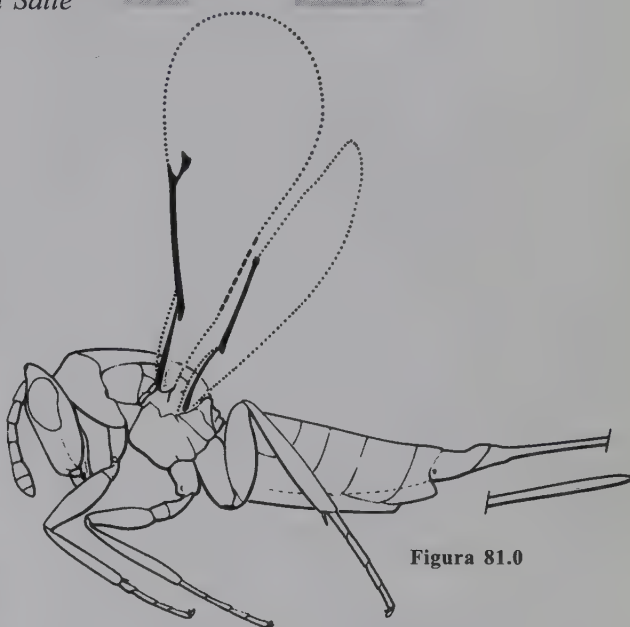


Figura 81.0

chos de Eulophinae tienen frecuentemente las antenas ramificadas (Figura 81.2), y sobresalen, por lo tanto, en las muestras de colección. Habitus en la Figura 81.0.

Comentarios

Eulophidae es una de las familias más grandes de Chalcidoidea (Noyes 2002). Es de anotar, sin embargo, que otras familias pueden también merecer esta distinción; una indicación de lo que resta por hacer para documentar la diversidad de este grupo extremadamente grande. Estas avispas son comunes en todos los hábitat, con más de 4.288 especies en 294 géneros (114 reportados en el Neotrópico; Noyes 2002).

Filogenia

Mientras algunos trabajos recientes han propuesto sistemas de caracteres para soportar la monofilia de algunas sub-

familias de eulófidos (Schauff *et al.* 1997; Gauthier *et al.* 2000; LaSalle 1994; Coote 1997) hay relativamente poca evidencia para cuantificar las relaciones dentro de la familia. Se acepta ampliamente, entre quienes trabajan los calcidoideos, que Eulophidae es monofilético, pero no hay propuestas claras de sinapomorfias no ambiguas. El soporte sinapomórfico para Eulophidae como taxón monofilético se basa, al menos en parte, en las características diagnósticas listadas arriba, pero Gauthier *et al.* (2000) han examinado y revisado la clasificación de la familia. Las relaciones de Eulophidae con otras familias de calcidoideos permanecen aún sin aclarar. Los especialistas se refieren frecuentemente a una «línea eulófida» o linaje, el cual, se infiere generalmente, incluye a las familias Trichogrammatidae y Tetracampidae, pero sin un análisis de caracteres minucioso este planteamiento es poco más que una especulación.

Taxonomía

Recientes autores han reconocido 4 subfamilias: Eulophinae, Tetrastichinae, Entedoninae y Euderinae (Schauff *et al.* 1997; Grissell y Schauff 1997), clasificación que ha sido generalmente aceptada dentro de la comunidad de especialistas en eulófidos. El género *Elasmus* presenta el problema de haber variado históricamente en cuanto a su ubicación dentro o cerca de Eulophidae. Durante los pasados 10 a 20 años, muchos investigadores (Bouček 1988; Coote 1997) consideraron a Elasmidae (incluyendo un solo género, *Elasmus*) una familia distinta basada en la metacoxa en forma de disco (Figura 81.17), metanoto con lamela hialina y triangular (alargada o en forma de diamante, Figura 81.16) y patrones distintivos de sedas en la metatibia (Figura 81.4). Sin embargo, el trabajo filogenético más reciente (Gauthier *et al.* 2000) indica que *Elasmus* se ubica mejor dentro de la subfamilia Eulophinae, con base en la evidencia de los datos de secuencia de 28S-D2 rDNA. Aquí se acepta la ubicación de *Elasmus* dentro de Eulophinae. Dentro de las subfamilias, numerosas tribus han sido propuestas, algunas de las cuales se sustentan bien por caracteres evidentes (como en Entedonini y Cirrospilini) aunque otras permanecen esencialmente sin ubicación (Anselmellini).

Biología y distribución

La vasta mayoría de Eulophidae son parasitoides. Más allá de esto, cualquier intento de generalización en biología de eulófidos se derrumba. Los hospederos incluyen un vasto número de taxones desde arañas y huevos de insectos, nemátodos, ácaros, trips, u otros Hymenoptera, y abarcan más de 100 familias en 10 órdenes de artrópodos (LaSalle 1994). Los eulófidos atacan comúnmente larvas de insectos

holometábolos de los órdenes Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera, cada uno con numerosos registros de hospederos. Sin embargo, también hay parasitismo de huevos (Fursov y Kostjukov 1987; Grissell 1981; Graham 1991; Hansson 1988) y algunos grupos pueden atacar prepupas o pupas (Brown 1968). Taxones tales como Euderomphalini parecen estar totalmente especializados, atacando solamente moscas blancas (LaSalle y Schauff 1994; Hansson y LaSalle 2003), mientras que los Tetrastichinae presentan un rango extremadamente amplio de hospederos e incluyen géneros que parecen ser totalmente fitófagos, como *Ophelimus* (Bouček 1988; LaSalle 1994; Raman y Withers 2003) u *Oncastichus* (Headrick *et al.* 1995). Algunos grupos tales como los minadores de hojas (especialmente los lepidópteros) son objeto de ataque por eulófidos, hasta el punto en que es casi imposible criar alguna cantidad de estos hospederos sin criar a la vez grandes números de especies de eulófidos (Schauff *et al.* 1998; Gates *et al.* 2002).

Los idiobiontes son comunes dentro de Eulophidae y pueden ser ectoparasitoides sobre larvas (muchos Eulophinae) o endoparasitoides (muchos Entedoninae). Algunos, como *Emersonella*, son endoparasitoides de huevos (Schauff 1991). Menos comunes son los parasitoides pupales tales como *Trichospilus* (Bouček 1976). *Euplectrus* y otros pocos géneros son ectoparasitoides cenobiontes. En el caso de *Euplectrus*, las larvas se alimentan en grupos sobre el dorso de Lepidoptera de vida libre (Schauff y Janzen 2001). Los endoparasitoides cenobiontes parecen estar restringidos a unos pocos Tetrastichinae y Entedoninae (LaSalle *et al.*, en prensa).

Los Eulophidae son comunes en el Neotrópico y el resto del mundo. Es virtualmente imposible coleccionar avispas parasíticas en algún hábitat o región y no atrapar gran diversidad de géneros de eulófidos. Sin importar las intenciones del colector y siempre que se busquen insectos diminutos, los Tetrastichinae están entre los grupos de insectos más comúnmente colectados.

Clave para las subfamilias de Eulophidae

- 1 Escudelo con un par de sedas (Figura 81.14); vena submarginal con dos sedas sobre la superficie dorsal (como en la Figura 81.7); notaulos usualmente incompletos o ausentes; cabeza con sutura frontofacial transversa; cuando está presente, separada del ocelo anterior por al menos un tercio de la distancia entre el ocelo anterior y el tórulo (Figura 81.15) **Entedoninae** (en parte)
- Escudelo usualmente con dos pares de sedas (Figura 81.12), ocasionalmente con más de dos pares o, más raro, con numerosas sedas irregularmente esparcidas; vena

submarginal usualmente con al menos tres sedas sobre la superficie dorsal; si con una o dos sedas (algunos Tetrastichinae), notaulos presentes y completos; cabeza con sutura frontofacial transversa, cuando presente, adyacente al ocelo anterior (Figura 81.13) **2**

- 2(I) Notaulos ausentes o incompletos posteriormente y no próximos a la margen posterior del mesoscudo o de las axilas (Figura 81.11) **3**
- Notaulos presentes, alcanzan la margen posterior del mesoscudo o se curvan y alcanzan las axilas (Figura 81.10) **4**

3(2) Funiculo con 1 o 2 segmentos (Figuras 81.1A, 81.18), pronoto y dorselo (Figura 81.9) en vista dorsal no visible; mesosoma con muchas sedas esparcidas sobre el escudelo y el dorso del mesosoma reticulado o escudelo con 2 pares de sedas, dorso del mesosoma relativamente liso, con axilas grandes y principalmente anteriores a las suturas escudoscudulares (Figura 81.20); escudelo sin surcos submedianos; parásitos de Aleyrodidae

..... **Entedoninae** (en parte)

- Funiculo al menos con 3 segmentos (Figura 81.1B), o pronoto y/o dorselo (Figura 81.9) claramente visible en vista dorsal o escudelo con surcos submedianos; axilas más pequeñas y parejas o posteriores a las suturas escudoscudulares (Figura 81.19); no parasitan Aleyrodidae

..... **Eulophinae** (en parte)

4(2) Alas ausentes o reducidas, cuando están extendidas alcanzan menos de la mitad de la longitud del gáster **5**

- Alas de tamaño normal, usualmente cuando están extendidas alcanzan al menos la mitad de la longitud del gáster ... **6**

5(4) Hembra solamente: funiculo con 4 segmentos

..... **Eulophinae** (en parte)

- Ambos sexos: funiculo con 3 segmentos

..... **Tetrastichinae** (en parte)

6(4) Ambos sexos: Ala anterior detrás de la vena marginal usualmente con área descubierta extendida desde el parastigma hasta la vena estigmal, excepto por una fila distinguible de sedas marginales sobre el lado inferior del ala (Figura 81.6), usualmente con 2 a 3 filas de sedas radiando desde la vena estigmal o, si el ala anterior carece de filas de sedas, entonces la antena del macho es diferente a la de la hembra, nodosa con arreglos circulares de sedas largas (Figura 81.8); vena posmarginal usualmente tan o más larga que la vena estigmal, con frecuencia relativamente corta; escudelo sin surcos submedianos; funiculo con 4 o, rara vez, con 5 segmentos. Hembra: Segmento gastral 7 separado del 8 anteriormente a los cercos (Figura 81.21), gáster con 8 segmentos distinguibles [Nota: es incierto si los tergos 7 y 8 están fusionados en la hembras, único sexo conocido, de *Hubbardiella*, ver Coote 1994]

..... **Euderinae**

- Ambos sexos: ala anterior diferente; si el ala anterior presenta el área descubierta detrás de la vena marginal, entonces sin fila de sedas radiando desde la vena estigmal y la antena del macho es similar a la de la hembra, es decir, sin arreglos circulares de sedas largas; vena posmarginal variable, pero con frecuencia rudimentaria o ausente; escudelo frecuentemente con surcos submedianos o sublaterales. Hembra: Tergos 7 y 8 fusionados en un sintergo, gáster con 7 segmentos visibles; funiculo con 2 a 4 segmentos

7

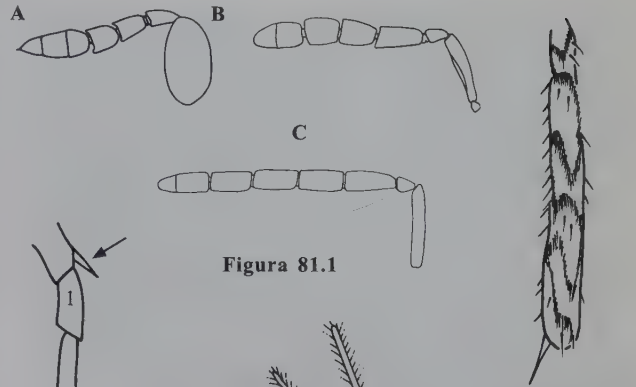


Figura 81.1

Figura 81.4

Figura 81.3

Figura 81.2

Figura 81.5

Figura 81.6

Figura 81.7

Figura 81.8

dorselo metanoto

Figura 81.9

7(6) Vena posmarginal usualmente ausente, rudimentaria, o corresponde máximo con la mitad de la longitud de la vena estigmal (Figura 81.7); vena submarginal usualmente dividida o estrecha apicalmente y no simplemente unida al paraestigma; axila por lo general fuertemente avanzada, definiendo un flanco escapular lineal o casi lineal; escudelo frecuentemente con surcos submedianos (Figura 81.12). Hembra: funículo con 3 segmentos. Macho: funículo con 4 segmentos [Nota: unos pocos géneros tienen la vena posmarginal con más de la mitad de la longitud de

la vena estigmal, pero estos siempre tienen la vena submarginal no unida simplemente al paraestigma y la axila]

- **Tetrastichinae** (en parte)
- Vena posmarginal al menos tan larga como la vena estigmal y usualmente más larga (Figura 81.5); vena submarginal unida al paraestigma; axila no tan fuertemente avanzada, los lóbulos laterales sin un flanco escapular lineal; escudelo con o sin surcos submedianos; funículo con 2 a 4 segmentos **Eulophinae** (en parte)

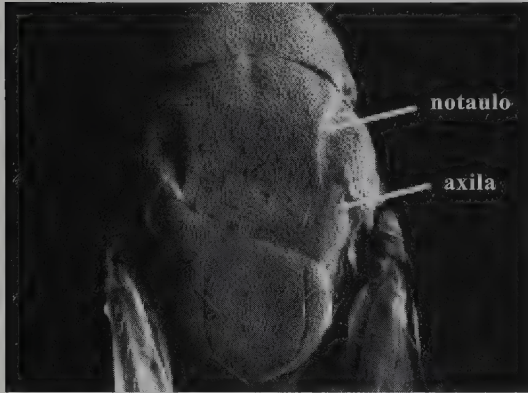


Figura 81.10

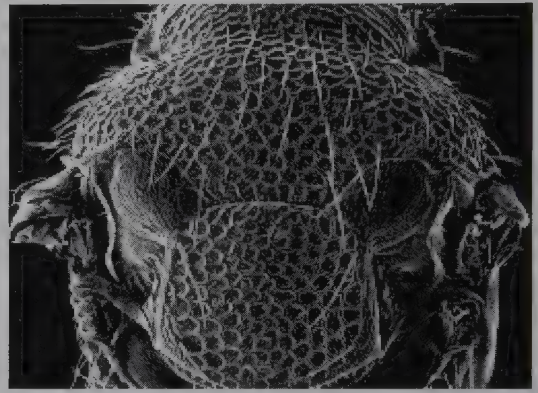


Figura 81.11

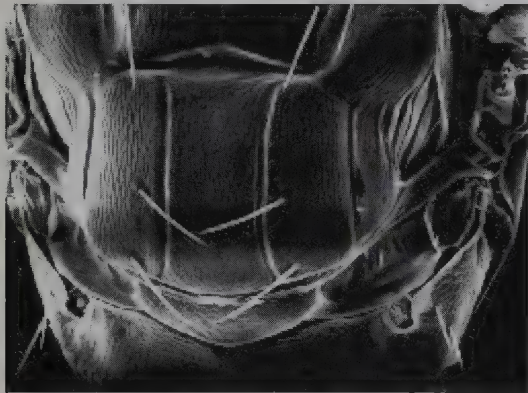


Figura 81.12

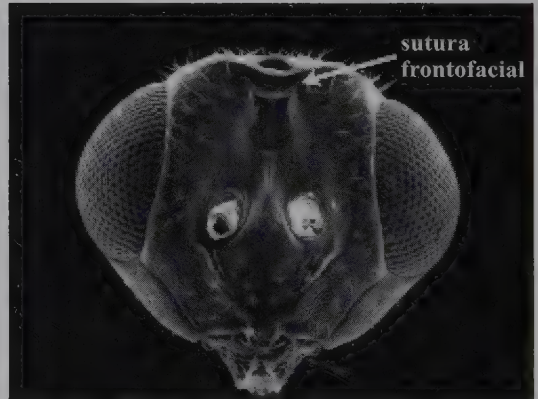


Figura 81.13

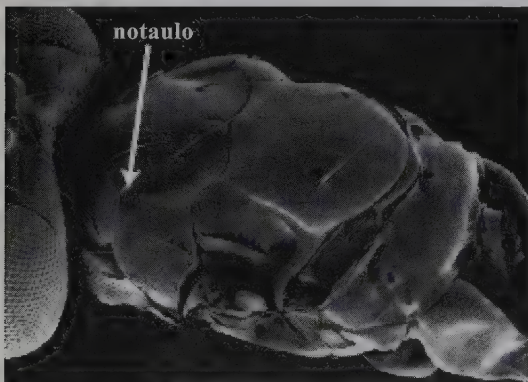


Figura 81.14

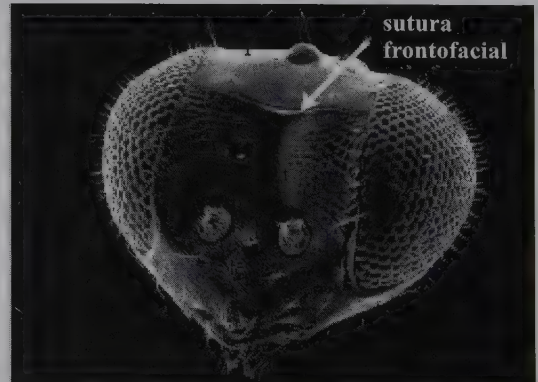


Figura 81.15

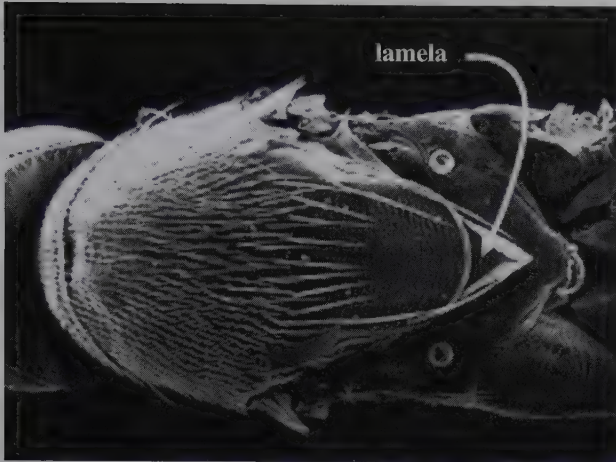


Figura 81.16



Figura 81.17



Figura 81.18

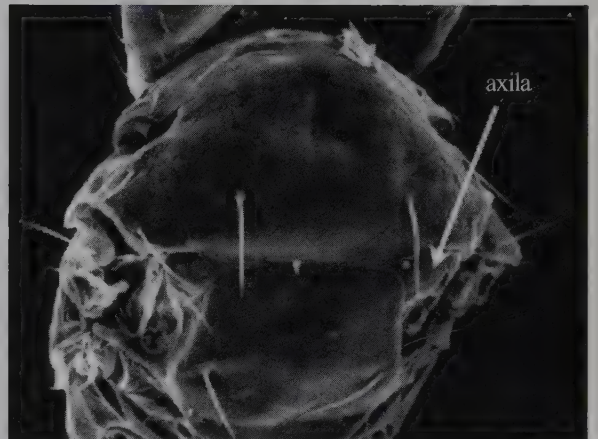


Figura 81.19



Figura 81.20

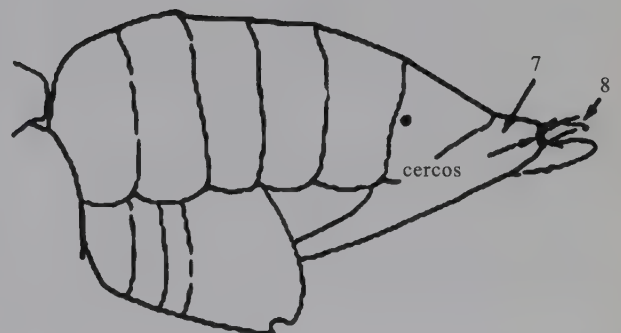


Figura 81.21

Literatura citada

- Bouček, Z. 1976. The African and Asiatic species of *Trichospilus* and *Cotterellia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Bulletin of Entomological Research* 65(4):669-681.
- Bouček, Z. 1988. *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- Brown, H. 1968. *Psephenus* (Coleoptera: Psephenidae) parasitized by a new chalcidoid (Hymenoptera: Eulophidae). II. Biology of the parasite. *Annals of the Entomological Society of America* 61:452-456.
- Coote, L. 1994. Review of Nearctic genera of Euderinae (Hymenoptera: Eulophidae), with descriptions of two species of *Allocerastichus* Masi, and redescription of *Caryleia marilandica* Girault. *Canadian Journal of Zoology* 72:1044-1054.
- Coote, L. 1997. Elasmidae, pp. 165-169, en: Gibson, G. A. P., J. Huber y J. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Fursov, V. y V. Kostjukov. 1987. New species of the genus *Tetrastichus* (Hymenoptera: Eulophidae), egg parasites of damselflies and dragonflies and of predaceous diving beetles. *Zoologische Zeitschrift* 66:217-228.
- Gates, M., J. Heraty, M. Schauff, D. Wagner, J. Whitfield y D. Wahl. 2002. Survey of the parasitic Hymenoptera on leafminers in California. *Journal of Hymenoptera Research* 11(2):213-270.
- Gauthier, N., J. LaSalle, D. Quicke y H. Godfray. 2000. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. *Systematic Entomology* 25:521-539.
- Graham, M. W. R. de V. 1991. Reclassification of European Tetrastichinae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 49:1-322.
- Grissell, E. 1981. *Edovum puttleri*, n. g., n. sp. (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasite of the Colorado potato beetle (Chrysomelidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 83:790-796.
- Grissell, E. y M. Schauff. 1997. Chalcidoidea, pp. 45-116, en: Gibson, G. A. P., J. Huber y J. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Hansson, C. 1988. Revision of the New World genus *Mestocharis* and a review of the genus *Grahamia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 90:28-36.
- Hansson, C. y J. LaSalle. 2003. Revision of the Neotropical species of the tribe Euderomphalini (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Natural History* 37:697-778.
- Headrick, D., J. LaSalle y R. Redak. 1995. A new genus of Australian Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae): an introduced pest of *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae) in California. *Journal of Natural History* 29:1029-1036.
- LaSalle, J. 1994. North American genera of Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Natural History* 28:109-236.
- LaSalle, J. y M. Schauff. 1994. Systematics of the tribe Euderomphalini (Hymenoptera: Eulophidae): parasitoids of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). *Systematic Entomology* 19:235-258.
- LaSalle, J., M. Schauff y C. Hansson. The Family Eulophidae, en: Hanson, P. E. e I. Gauld (eds.). *Neotropical Hymenoptera* (en prensa).
- Noyes, J. S. 2002. *Interactive catalogue of world Chalcidoidea 2001*. 2nd ed. CD-ROM. Taxapad and the Natural History Museum, London.
- Raman, A. y T. Withers. 2003. Oviposition by the introduced *Ophelimus eucalypti* (Hymenoptera: Eulophidae) and morphogenesis of female induced galls on *Eucalyptus saligna* (Myrtaceae) in New Zealand. *Bulletin of Entomological Research* 93:55-63.
- Schauff, M. E. 1991. The Holarctic genera of Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 26:1-109.
- Schauff, M. y D. Janzen. 2001. Taxonomy and ecology of Costa Rican *Euplectrus* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids of caterpillars (Lepidoptera). *Journal of Hymenoptera Research* 10:181-230.
- Schauff, M., J. LaSalle y L. Coote. 1997. Eulophidae, pp. 327-429, en: Gibson, G. A. P., J. Huber y J. Woolley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Schauff, M., J. LaSalle y G. Wijesekara. 1998. The genera of chalcid parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). *Journal of Natural History* 32:1001-1056.

CAPÍTULO 82

Familia

Trichogrammatidae

J. Pinto

Diagnosis

Los Trichogrammatidae están entre los insectos más pequeños y varían en talla desde 0.2 hasta 1.5 mm. Se distinguen de otros Chalcidoidea por sus tarsos de tres segmentos (Figura 82.1). Otras características importantes que ayudan a distinguir a los trichogramátidos incluyen: cuerpo con forma compacta, menos comúnmente alargado, pero siempre sin una constricción distinguible entre mesosoma y metasoma; cuerpo amarillo claro a marrón oscuro, frecuentemente una combinación de ambos, menos comúnmente naranja o rojo, casi nunca metálico; cutícula lisa, rara vez moderadamente esculturada; flagelo con 2 a 9 (usualmente 3 a 7) segmentos incluyendo 1 o 2 anillos (rara vez 3), 0-2 segmentos funiculares, y maza de 1 a 5 segmentos (por ejemplo Figuras 82.2 y 82.3); antena sexualmente dimórfica en varios géneros (Figuras 82.2 y 82.3); tórulos sobre la margen

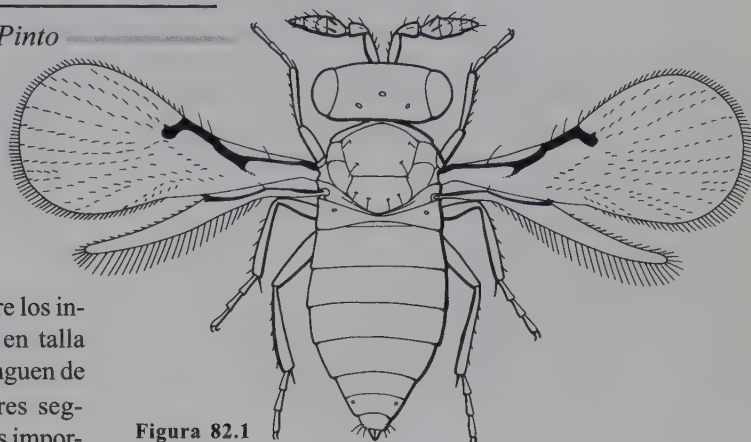


Figura 82.1

inferior del ojo; pronoto corto, no obvio desde arriba; ala anterior varía desde extremadamente estrecha como una cinta (Figura 82.4), a muy ancha y ligeramente redondeada apicalmente (Figura 82.5), ocasionalmente ápteros o braquípteros; venas con longitud relativamente corta (Figura 82.6), no alcanzan mucho más allá de la mitad apical del ala; vena posmarginal casi siempre ausente (extremadamente corta si presente); las sedas discales, tanto en el ala anterior como en la posterior, tienen una distribución variable, pero comúnmente están organizadas en líneas distinguibles. Habitus en la Figura 82.1.

Filogenia

La monofilia de Trichogrammatidae se apoya en un rasgo: patas con tarsos de tres segmentos, las demás características las comparten con otros calcidoideos. De acuerdo con Gibson *et al.* (1999) la familia más cercana es Eulophidae (reducción en el número de tarsómeros, reducción en el número de segmentos antenales y espolón protibial corto y recto). Otras características morfológicas y moleculares sugieren afinidades con otros calcidoideos como *Eretmo-*

cerus o *Cales*. Algunos intentos de dividir el grupo en subfamilias y tribus usando caracteres de genitalia no han dado buenos resultados.

Biología

Los Trichogrammatidae son solitarios o gregarios, primariamente endoparasitoides de huevos de insectos. Se sabe que ciertos géneros tales como *Trichogramma* parasitan huevos

de varios órdenes de insectos. Otros géneros están aparentemente restringidos a un solo orden. Los huevos de Hemiptera Auchenorrhyncha son parasitados por un gran número de géneros (como *Ufens*, *Paracentrobia* y *Aphelinoidea*). También han sido reportados varios géneros parasitando Coleoptera, otros Hemiptera y Lepidoptera. La mayoría de tricogramátidos parasitan huevos ubicados sobre o en tejidos vegetales. Dos géneros, *Hydrophylita* y *Prestwichia*, parasitan huevos de insectos acuáticos, y se han registrado nadando bajo el agua para alcanzar a sus hospederos. Representantes de ciertos grupos tales como *Brachista* son foréticos de insectos adultos; esto presumiblemente facilita el acceso a los huevos de los hospederos. Viggiani (1981) registra una excepción al parasitismo de huevos, en la que *Oligosita* parasita puparios de moscas hesianas, *Mayetiola*

destructor (Say).

Unos pocos géneros de Trichogrammatidae son de interés para control biológico. *Trichogramma* ha recibido la mayor atención de la entomología aplicada en vista de que sus miembros parasitan numerosas plagas de Lepidoptera y pueden ser propagados y liberados en masa con relativa facilidad. *Trichogramma*, con cerca de 70 especies en Norteamérica, ha sido el género de artrópodos más ampliamente utilizado para programas crecientes de control (King *et al.* 1985; Smith 1996). Entre las plagas de cosecha contra las cuales ha sido usado *Trichogramma* están el barrenador de caña de azúcar (*Diatrea saccharalis* Fabricius), el barrenador del maíz europeo (*Ostrinia nubilalis* Hüber), la polilla de una variedad pequeña de manzana (*Cydia pomonella* L.), y el gusano del abeto (*Choristoneura fumiferana* Clemens).

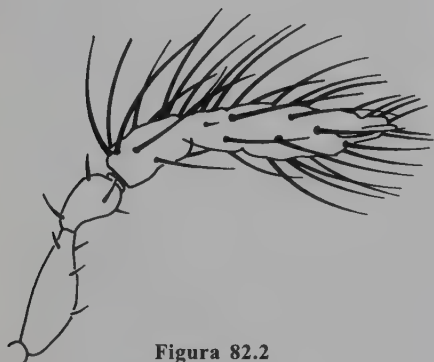


Figura 82.2



Figura 82.3

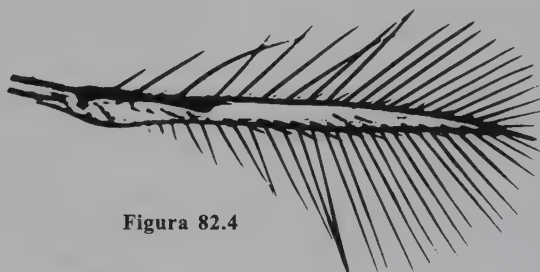


Figura 82.4

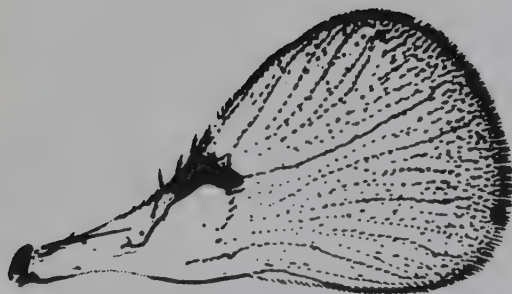


Figura 82.5

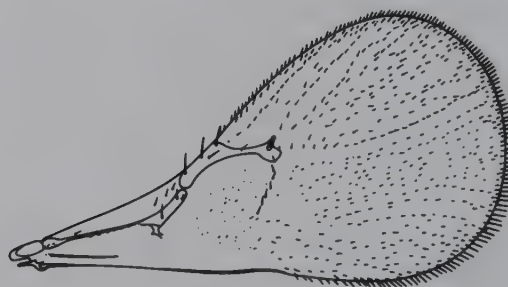


Figura 82.6

Figuras 82.2-82.6: 82.2 *Trichogramma* sp., ♂, antena; 82.3 *Ufens* sp., ♀, antena; 82.4 *Hydrophylita* sp., ala anterior; 82.5 *Zagella* sp., ala anterior; 82.6 *Mirufens* sp., ala anterior.

Fauna

A escala mundial, la familia Trichogrammatidae comprende alrededor de 600 especies, incluidas en 80 géneros. La familia, al igual que muchos de sus géneros, es de distribución cosmopolita. Hasta donde se conoce, se encuentran representantes en todos los hábitat terrestres poblados de vegetación. Es prematuro especular sobre la diversidad relativa de hábitat. La mayoría de géneros son monotípicos, y sólo 14 géneros poseen más de 10 especies (Pinto y Southamer 1994).

La familia ha sido inadecuadamente muestreada a través del mundo y las colecciones necesarias para realizar estudios de revisión global no existen aún. Consecuentemente, con pocas excepciones, la mayor parte del material no puede ser confiablemente identificado a nivel de especie. No existen tratamientos para la fauna neotropical. Pinto (1997) ofrece claves para los géneros de la Región Neártica.

El gran número de especies en *Trichogramma* refleja el interés taxonómico en relación con sus aplicaciones. *Oligosita*, *Paracentrobia* y *Aphelinoidea* son usualmente los

géneros más comunes en las colecciones. El género más frecuentemente colectado alrededor del mundo es *Oligosita*.

Debido a la dificultad en delimitar géneros, y a la presencia de géneros sin describir, no se ofrecen claves para los géneros neotropicales.

Literatura

El trabajo taxonómico más amplio e inclusivo sobre los Trichogrammatidae es el de Doutt y Viggiani (1968). Esta monografía aún es útil debido a que incluye la clave para los géneros del mundo; además, ofrece las diagnós y ilustraciones basadas en las especies tipo, sinonimias genéricas, y los listados de especies. Otras publicaciones taxonómicas importantes incluyen una clasificación de la familia con base en la genitalia del macho (Viggiani 1971), un catálogo de los nombres de grupos de géneros (Yousuf y Shafee 1986a), y un listado de especies (Yousuf y Shafee 1986b). De Santis (1979) ofrece el catálogo de las especies al sur de Estados Unidos.

Literatura citada

- De Santis, L. 1979. *Catálogo de los himenópteros chalcidoideos de América al sur de los Estados Unidos*. Publicación Especial. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- Doutt, R. L. y G. Viggiani. 1968. The classification of the Trichogrammatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 35:477-586.
- Gibson, G. A. P., J. M. Heraty y J. B. Woolley. 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). *Zoologica Scripta* 28:87-124.
- King, E. G., D. L. Bull, L. F. Bouse y J. R. Phillips. 1985. Morphology and biology of *Trichogrammatoidea bactrae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), imported from Australia as a parasitoid of pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs. *Annals of the Entomological Society of America* 83:46-54.
- Pinto, J. D. 1997. Trichogrammatidae, pp. 726-752, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Wooley (eds.). *Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Canada.
- Pinto, J. D. 1999 (1998). Systematics of the North American species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 22:1-287.
- Pinto, J. D. y R. Stouthamer. 1994. Systematics of the Trichogrammatidae with emphasis on *Trichogramma*, pp. 1-36, en: Wahnberg, R. y S. A. Hassan (eds.). *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford.
- Pinto, J. D. y R. Stouthamer. 1994. Systematics of the Trichogrammatidae with emphasis on *Trichogramma*, pp. 1-36, en: Wahnberg, R. y S. A. Hassan (eds.). *Biological control with egg parasitoids*. CAB International, Wallingford.
- Smith, S. M. 1966. Biological control with *Trichogramma*: Advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* 41:806-833.
- Viggiani, G. 1971. Ricerche sugli Hymenoptera Chalcidoidea XXVIII. Studio morfologico comparativo dell'armatura genitale esterna maschile dei Trichogrammatidae. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo Silvestri» di Portici* 29:181-222.
- Viggiani, G. 1981. Note su alcune specie di *Oligosita* Walker (Hym., Trichogrammatidae) e descrizione di quattro nuove specie. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo Silvestri» di Portici* 38:125-132.
- Yousuf, M. y S. A. Shafee. 1986a. Catalogue of genus names of the world Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Indian Journal of Systematic Entomology* 3:13-27.
- Yousuf, M. y S. A. Shafee. 1986b. Checklist of species and bibliography of the world Trichogrammatidae (Hymenoptera). *Indian Journal of Systematic Entomology* 3:29-82.

CAPÍTULO 83

Familia Mymaridae

J. T. Huber

Diagnosis

Cabeza con barras oscuras de cutícula (trabéculas) y suturas asociadas en el vértice, y sobre los lados de cada tórulo; tórulos más cerca de cada ojo que entre sí; alas, si presentes, usualmente con venación que ocupa menos de la mitad de la longitud del ala; ala anterior con una seda distinguible proyectada hacia atrás (hipoqueta) en la superficie ventral del ala en frente de la vena marginal; ala posterior casi siempre muy estrecha y pedicelada, con la membrana del ala no extendida hasta la base del ala (Figura 83.1).

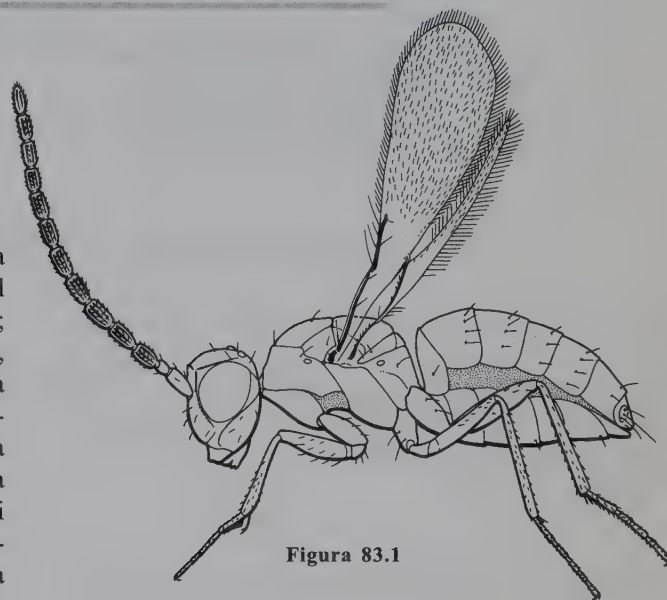


Figura 83.1

Filogenia

Mymaridae es un grupo monofilético, basado en las estructuras únicas presentes en la cabeza. Hay cierto consenso en considerar este grupo como una de las familias más basales dentro de Chalcidoidea, pero se desconoce su taxón hermano. Datos moleculares publicados sugieren que la familia es el grupo hermano de todos los otros Chalcidoidea y está más cerca de los géneros de Aphelinidae (Campbell *et al.* 2000) mientras que datos morfológicos sugieren una relación con Rotoitidae y Tetracampidae (Gibson y Huber 2000).

Taxonomía

Mymaridae incluye los insectos más pequeños; las especies sudamericanas varían en talla desde 0.18 a 4.6 mm, aunque la mayoría está entre 0.5-1.5 mm de longitud. Distribución mundial amplia con cerca de 1.400 especies descritas, ubi-

cadadas actualmente en casi 100 géneros que son relativamente diversos morfológicamente. Los géneros se han agrupado de varias formas dentro de tribus y subfamilias, pero estas clasificaciones son obsoletas (Annecke y Doutt 1961) o basadas en sistemas incompletos (Viggiani 1989). Como resultado, los taxones superiores son generalmente parafiléticos. Actualmente no se sigue ninguna clasificación formal intrafamiliar; los géneros se organizan en grupos informales, por lo general pobremente definidos. La Región Neotropical comprende casi 50 géneros, representando gran parte de la diversidad generica en la familia. Los géneros encontrados con más frecuencia son *Gonatocerus* —común y rico en especies (Huber 1988)—, *Anagrus* (Trjapitzyn 2000), y el grupo de géneros *Polynema* (entre 15 y 20 géneros, cuyos límites están frecuentemente mal definidos). *Anaphes* es bastante común en el sur de Chile y Argentina (Huber 1992), al igual que *Gonatocerus* y el grupo de especies *Polynema*. La clave de Huber (1997) para géneros norteamericanos puede usarse para el reconocimiento de algunos de los géneros sudamericanos, pero debe ser aplicada con cuidado debido a la diversidad generica tan grande en Sudamérica.

Biología y distribución

Los Mymaridae son de distribución mundial y sus individuos pueden encontrarse en todos los hábitat terrestres, y estanques de agua fresca, y corrientes. En Centro y Sudamérica se han registrado en todas las regiones y hábitat desde el nivel del mar hasta los 4.100 m, e incluso en islas de ultramar (Juan Fernández, Georgia del Sur).

Los mimáridos son todos parasitoides idiobiontes de huevos de insectos, colocados en su mayoría en situaciones protegidas. Se han reportado hospederos para menos de la mitad de los géneros. Los mimáridos pueden tener de una a varias

generaciones por año, lo cual depende de la disponibilidad estacional de huevos hospederos. Los mimáridos son bastante oportunistas en la selección de hospederos al punto que no hay especificidad sobre un solo hospedero. Como máximo, puede darse una relación de género de mimárido a género de hospedero.

La mayoría de registros de hospedero son de Hemiptera, particularmente Auchenorrhyncha (Cicadellidae, Delphacidae, Membracidae) pero también hay registros de Psocoptera, Coleoptera, Orthoptera y Diptera. Los géneros *Anagrus*, *Anaphes* y *Gonatocerus* contienen la mayoría de especies económicamente importantes, algunas de ellas usadas con éxito en control biológico (Huber 1995, Trjapitzyn 1995).

Clave para los géneros neotropicales de Mymaridae

En las hembras la antena con clava distinguible, no filiforme como en machos. Los géneros comunes o grupos de géneros pueden identificarse como sigue abajo. Algunas claves útiles son: Huber y Lin (1999) para el grupo de géneros *Camptoptera*, Trjapitzyn (2000) para *Anagrus* y Huber (1992) para *Anaphes*.

- 1 Tarsos con 5 segmentos; gáster usualmente con casi todos los segmentos de la misma longitud y no fuertemente esclerotizados 2
- Tarsos con 4 segmentos; gáster variable 3
- 2(1) Funiculo de 8 segmentos; ala anterior más ensanchada que la franja de sedas más larga; la mayoría de especies son grandes *Gonatocerus*
- Funiculo de 5 a 7 segmentos; ala anterior más estrecha que la franja de sedas más larga; la mayoría de especies son muy pequeñas

..... grupos de géneros *Alaptus* y *Camptoptera*

- 3(1) Escudelo longitudinalmente dividido en dos lóbulos distintivos, con cada lóbulo casi tan ancho como largo; cuerpo usualmente amarillo o marrón pálido y relativamente pequeño (menos de 0.7 mm de largo) *Anagrus*
- Escudelo no dividido en lóbulos; cuerpo usualmente marrón oscuro o negro, si amarillo o marrón claro entonces considerablemente largo (frecuentemente más de 1 mm de largo) 4
- 4(3) Pecíolo gastral estrecho, distintivo, usualmente mucho más largo que ancho; vena marginal puntiforme a muy corta; el primer tergo gastral es el más largo..... grupo *Polynema*
- Pecíolo gastral casi tan ancho como el gáster, mucho más corto que ancho, inconspicuo; vena marginal no puntiforme, mucho más larga que ancha; primer tergo gastral similar a los tergos siguientes *Anaphes*

Literatura citada

- Anneck, D. P. y R. L. Doutt. 1961. The genera of the Mymaridae. Hymenoptera: Chalcidoidea. *Entomology Memoirs, Department of Agricultural Technical Services, Republic of South Africa* 5:1-71.
- Campbell, B., J. Heraty, J.-Y. Rasplus, K. Chan, J. Steffen-Campbell y C. Babcock. 2000. Molecular systematics of the Chalcidoidea using 28S-D2 rDNA, pp. 59-73, en: *Hymenoptera: Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- Gibson, G. A. P. y J. T. Huber. 2000. Review of the family Rotoitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with description of a new genus and species from Chile. *Journal of Natural History* 34:2293-2314.
- Huber, J. T. 1988. The species groups of *Gonatocerus* Nees in North America with a revision of the *sulphuripes* and *ater* groups (Hymenoptera: Mymaridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 141:1-109.
- Huber, J. T. 1992. The subgenera, species groups, and synonyms of *Anaphes* (Hymenoptera: Mymaridae) with a review of the described Nearctic species of the *fuscipennis* group of *Anaphes* s.str. and the described species of *Anaphes* (Yungaburra). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 123:23-110.
- Huber, J. T. 1995. Mymaridae, pp. 344-349, en: Hansen, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*.

- Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Huber, J. T. 1997. Mymaridae, en: Gibson, G. A. P., J. T. Huber y J. B. Wooley (eds.). *Annotated key to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Canada.
- Huber, J. T. 2003. The basal lineages of Mymaridae (Hymenoptera) and description of a new genus, *Borneomymar*, pp. 44-53, en: Melika, G. y C. Thuróczy (eds.). *Parasitic wasps: Evolution, systematics, biodiversity and biological control*. Agroinform, Budapest.
- Huber, J. T. y N. Q. Lin. 1999. World review of the *Camptoptera* group of genera (Hymenoptera: Mymaridae). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 130:21-65.
- Trjapitzyn, S. V. 1995. The identities of *Anagrus* (Hymenoptera: Mymaridae) egg parasitoids of the grape and blackberry leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) in California. *Pan-Pacific Entomologist* 71:199-203.
- Trjapitzyn, S. V. 2000. Descriptive notes on a new and other little known species of *Anagrus* Haliday 1833 (Hymenoptera: Mymaridae) from the New World tropics and subtropics. *Entomotropica* 17(3):213-223.
- Viggiani, G. 1989 (1988). A preliminary classification of the Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) based on the external male genitalic characters. *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo Silvestri»* 45:141-148.

CAPÍTULO 84

Superfamilia Platygastroidea

L. Masner y T. M. Arias-Penna

Diagnosis



Antena insertada cerca del margen anterior del clipeo. Clava antenal en la hembra, con 1 ó 2 sensilas basicónicas. Ala anterior con la vena

costal abierta o no definida. Región posterior del pronoto alcanza la tégula. Metasoma sin espiráculos; en vista lateral, tergo y esterno del primer segmento metasomal no están adheridos al metasoma; séptimo segmento metasomal reducido o ausente y ovipositor interno encerrado en un tubo de tejido suave (Masner 1995).

Filogenia

Las relaciones filogenéticas de Platygastroidea no son muy claras; Rasnitsyn (1980) incluyó a Platygastridae y Scelionidae además de Austroniidae, Diapriidae, Monomachidae, Serphitidae y Mymaridae en la superfamilia Diaprioidea. Rasnitsyn (1988) y otros autores (Whitfield 1992; Masner 1993; Quicke 1997) sugieren la organización de (Platygastroidea + (Mymarommatoidae + Chalcidoidea)) como grupos hermanos, pero Gibson (1985, 1999) no comparte esta hipótesis y establece que Platygastroidea está más relacionada con Peleciniidae + Proctotrupidae + Vanhorniidae.

Masner (1993) ubica a Scelionidae y Platygastridae como una superfamilia independiente fuera de la clasificación clásica de Proctotrupeoidea. Sin embargo, Masner (1956) había propuesto excluir estas dos familias de Proctotrupeoidea y clasificarlas en una superfamilia propia, la cual llamó Scelionoidea (Richards y Davies 1977; Delvare y Aberlenc 1989). No obstante, fue necesario el análisis filogenético sustentado por un profundo estudio morfológico para justificar y reconocer la superfamilia.

El primer y más importante carácter de Platygastroidea se encuentra en la estructura del metasoma y particularmente en el mecanismo con el que opera el ovipositor. El ovipositor está débilmente esclerotizado, y cuando no se encuentra en uso, se retrae completamente dentro del metasoma, inmerso en un tubo de tejido suave (Austin 1983). El tubo, al parecer, es homólogo a la membrana intersegmental y es posible que esté plegado;

en algunos grupos el ovipositor es telescópico y alcanza su máxima longitud cuando es extruído. Las adaptaciones morfológicas que presentan los miembros de la superfamilia para incrementar la longitud del ovipositor pueden ser internas o externas. Dentro de las adaptaciones internas se destaca el ovipositor enrollado dentro del metasoma, y dentro de las externas se incluyen un cuerno especializado en el tergo 1, o una joroba en el esterno 1, o una extensión a manera de «cola». El tubo, junto con el ovipositor, sale del metasoma durante la oviposición, por la acción de los músculos y por la presión de turgencia de los fluidos del cuerpo. Se presume que la presión de turgencia se crea por los movimientos bombeados desde la cabeza y la propleura dentro del mesosoma y por la acción a manera de fuelle de los tergos y esternos metasomales. Al alcanzar la máxima presión bombeada y la extensión del ovipositor, todos los segmentos metasomales, incluyendo el segmento 1, se conectan a los lados a través de un tejido simple que presentan los tergos y los esternos, más o menos a manera de un mecanismo de cierre especializado que consiste en laterotergos y laterosternos. La pérdida funcional de los espiráculos del metasoma en las especies de Platygastroidea está correlacionada con el presumible funcionamiento a manera de fuelle del metasoma. Dependiendo del grupo (género, tribu, subfamilia) el metasoma en la hembra de Platygastroidea presenta 7 (mayoría de Scelionidae) o 6 (algunos Scelionidae y casi todos los Platygastridae) tergos visibles; los pocos Platygastridae altamente derivados presentan 2 o 3 tergos visibles. La situación anómala se explica

primordialmente por la reducción o pérdida del verdadero tergo 8 en todos los grupos. Cuando se redujo el tergo abdominal 8, éste se unió a la margen anterior del tergo abdominal 9 (= tergo metasomal 7), el cual siempre se encuentra interno y no es visible (como en Teleasinae). Sin embargo, en la mayoría de los grupos está despigmentado, o es hialino, o se ha perdido completamente. La condición primitiva del séptimo tergo metasomal (= 9 abdominal) está caracterizada por presentar la siguiente combinación de atributos: es completamente externo, esclerotizado, presenta un par de cercos o placas sensoriales con largas sedas y está articulado con el tergo 6 sin que éste salga con el tubo del ovipositor en el momento de la postura de huevos (Telenominae, Gryonini, Baeini). En algunos grupos derivados de Scelioninae, el séptimo tergo metasomal puede estar parcial o completamente invaginado bajo el sexto tergo metasomal y éste sale con el tubo del ovipositor hasta el extremo durante la oviposición. Los cercos con sus largas sedas probablemente sirven como órganos sensoriales para detectar los huevos del hospedero alrededor del sustrato (suelo, tejido de la planta). En Platygastridae, el octavo tergo abdominal está ausente y el séptimo tergo metasomal (= 9 tergo abdominal) se encuentra fuertemente reducido, es hialino y no presenta cercos o placas sensoriales, éste se encuentra profundamente invaginado bajo el sexto tergo metasomal, y sale con el tubo del ovipositor (Masner 1993).

El segundo y mayor atributo de Platygastroidea son las

senilas basicónicas en los segmentos de la clava antenal (clavómeros) en la hembra. Cada clavómero tiene 1 o 2 senilas basicónicas en el extremo de la margen ventral o en la superficie. Si se encuentran un par de senilas, éstas se ubican paralelas unas con respecto a las otras (un par en *Nixonia*). Experimentos y observaciones preliminares sugieren que estas estructuras pueden presentar funciones secretoras además de receptoras (Bin y Vinson 1986; Masner 1993).

Biología y distribución

El desarrollo idiobionte en huevos de artrópodos de algunos miembros de la familia Platygastroidea es considerado ancestral. Los platygastroideos más derivados sin embargo se desarrollan como endoparasitoideos cenobiontes de Cecidomyiidae (Diptera), aunque la oviposición se realiza dentro del huevo del hospedero (Masner 1995).

Platygastroidea se encuentra bien representada en la fauna tropical americana. Se han descrito alrededor de unas 4.000 especies para el mundo (Masner 1993), incluidas en 238 géneros (Arias 2002) y clasificados en dos familias, Scelionidae y Platygastridae. La fauna real se estima en alrededor de 10.000 especies (Masner 1993). Para el Neotrópico se han registrado 420 especies, incluidos en 90 géneros (Arias 2002).

Clave para las familias de Platygastroidea

- 1 Tergo 2 del metasoma más largo que el tergo 3, o más largo que los siguientes tergos combinados (Figuras 84.1A, B, C) 2
- Tergo 2 del metasoma igual en longitud al 3, casi siempre claramente más corto que los siguientes tergos combinados (Figuras 84.2A, B, C, D) mayoría de **Scelionidae**

- 2(1) Ala anterior con vena estigmal y usualmente con vena post-

- marginal, venación rara vez indistinta o ausente (Figura 84.3A); antena usualmente con 9 a 10 flagelómeros, rara vez con 8 o menos; flagelómero 3 del macho modificado ... algunos **Scelionidae**
- Ala anterior sin vena estigmal y postmarginal (Figura 84.3B), usualmente sin venación (Figura 84.3C); antena usualmente con 8 flagelómeros, rara vez con menos flagelómeros; flagelómero 1 o 2 del macho, a veces modificado ... **Platygastridae**

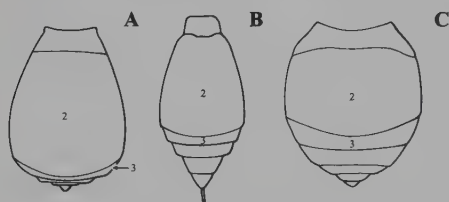


Figura 84.1

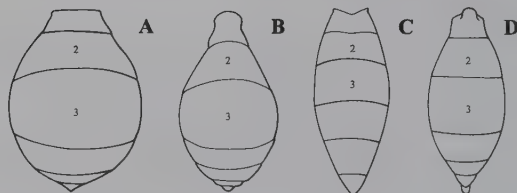


Figura 84.2

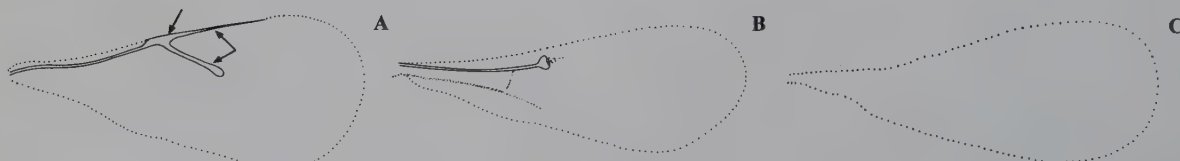


Figura 84.3

CAPÍTULO 85

Familia Platygasteridae

L. Masner y T. M. Arias-Penna

Diagnosis

Son delgados y pequeños; miden entre 1 y 2 mm de longitud, rara vez por arriba de 4 mm. Negros, rara vez amarillos, nunca con coloración metálica. La mayoría con esculturaciones distintivas, especialmente en la cabeza y en el dorso del mesosoma. Antena acodada o geniculada, escapo largo, el segundo segmento se dobla entre el funículo y la clava, usualmente con 8 flagelómeros, rara vez menos (5-7); antena en la hembra clavada (últimos segmentos engrosados) y en el macho filiforme (muy pocos la presentan clavada) con el flagelómero 2 (rara vez el 1) modificado. Palpos reducidos, fórmula palpar 2,1 o 1,1. Ala anterior generalmente sin venas, sí la vena submarginal está presente, entonces no alcanza la margen anterior del ala; venas marginal, postmarginal y estigmal ausentes; ala posterior a lo sumo con un fragmento corto de vena submarginal; formas braquípteras o sin alas son muy raras. Metasoma deprimido

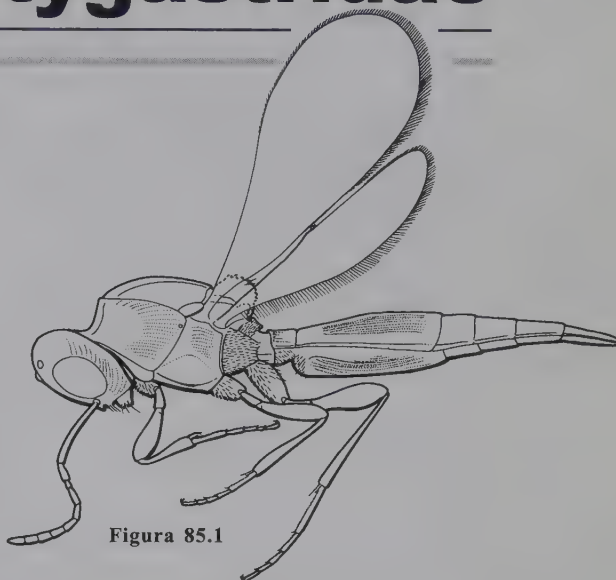


Figura 85.1

dorsoventralmente, sin embargo algunos miembros son moderada a fuertemente comprimidos lateralmente, algunas hembras presentan el metasoma a manera de cola; segundo segmento metasomal más largo y ancho que los demás; hembra con 6 tergos aparentes, en muy pocas excepciones menos, tergo VII del metasoma (tergo apical) interno, reducido y despigmentado, sin cercos o placas sensoriales, oculto bajo el tergo VI y no sale con el ovipositor; machos con 8 tergos visibles (Masner 1993, 1995). Figura 85.1.

Biología y distribución

Los adultos se encuentran en muchos hábitat, con frecuencia en el dosel, en busca de sus hospederos Cecidomyiidae (Diptera). Algunas especies se desarrollan de manera similar a Scelionidae, como endoparasitoides idiobiontes solitarios (el desarrollo del parasitoide se completa en un estado del hospedero) en huevos de varios insectos (Coleoptera, Homoptera), o parasitoides de larvas de Coccoidea o Aleyrodidae (Homoptera). Sin embargo, la mayoría de los Platygasteridae son cenobiontes, parasitan los huevos Cecidomyiidae (mosquitos de las agallas) pero se desarrollan solo después

de que el hospedero está cerca de su completo desarrollo (prepupa o pupa). Algunas de esas especies son poliembriónicas: dos o más individuos se desarrollan a partir de un huevo fertilizado (Masner 1993, 1995).

El primer *instar* larval de algunos Platygasteridae es más o menos himenopteriforme, y las larvas de muchas especies se asemejan superficialmente a los copépodos Cyclopoidae, con el cefalotórax inflado, la mandíbula larga y curva y el abdomen delgado con el extremo bifurcado. Cuando están completamente alimentadas, estas larvas son extremadamente hinchadas y de forma ovoide. El número de *instares* larvales al parecer varía de 1 a 3, dependiendo de la especie. La mayor parte del tiempo de desarrollo pasa como embrión

o larva dentro del *trophamnion*. La larva emerge del *trophamnion* y consume al hospedero rápidamente. Los platigástridos generalmente pupan dentro de la piel de la larva del Cecidomyiidae (Parnell 1963), pero algunas especies gregarias tejen el capullo dentro del pupario del hospedero. Hay relativamente poca información acerca de la biología del estado adulto de los Platygasteridae (Masner 1995).

Platygasteridae se encuentra ampliamente distribuida y es muy común, el grupo permanece como una de las familias pobremente estudiadas dentro de Hymenoptera.

La familia contiene aproximadamente 78 géneros (Arias 2002) con 1.100 especies descritas para el mundo; se estiman miles de especies sin describir. Para el Neotrópico se registran 33 géneros y 78 especies (Arias 2002).

Masner y Huggert (1989) reconocen dos subfamilias: Sceliotrachelinae y Platygastriinae. La antigua subfamilia Inostemmatinae era un ensamblaje heterogéneo, cuyas especies fueron reasignadas a Sceliotrachelinae o Platygastriinae.

Importancia económica

Pocas especies de Platygasteridae han sido utilizadas en control biológico clásico. *Allothropa burrelli* fue introducida de Japón a Estados Unidos para controlar la cochinilla. La actividad combinada de esta especie, con 3 especies de Encyrtidae presentó resultados excelentes en la reducción de la infestación de la cochinilla (Haeussler y Clancy 1944; Clausen 1978). En Centroamérica, una especie no determinada de *Amitus* es parasitoide de *Bermisia tabaci* (Aleyrodidae), pero la efectividad en la reducción de las poblaciones de la mosca blanca es desconocida (Masner 1995).

Sceliotrachelinae

Diagnosis

La mayoría de las especies son robustas. Laterotergos relativamente anchos, y la estructura general del metasoma es similar a los Telenominae. Antena en la hembra con clava abrupta de 3 o 4 segmentos, éstos se encuentran parcial a completamente fusionados en un segmento sólido; antena en el macho subclavada. La mayoría de las especies presentan el ala anterior con vena submarginal tubular, y una protuberancia en la parte apical (Masner 1993).

Biología y distribución

Los miembros de Sceliotrachelinae para los cuales se conoce su biología, son reportados como idiobiontes endoparasitoides

de huevos de varios insectos tales como Curculionidae y Cerambycidae (Coleoptera), y Flatidae (Hemiptera), o parasitoides cenobiontes de estadios tempranos de Pseudococcidae o Aleyrodidae (Hemiptera). La mayoría de los miembros de esta subfamilia probablemente son solitarios, pero algunas especies han sido registradas como gregarias (Masner 1993, 1995).

Se encuentran alrededor de 20 géneros mundiales. Aparentemente en el sur del hemisferio, especialmente Chile, Australia y Sudáfrica, son los centros de diversidad de esta subfamilia (Masner 1993).

Platygastriinae

Diagnosis

La mayoría de especies son delgadas a muy alargadas. Laterotergos usualmente estrechos y herméticamente aprisionados contra los esternos, haciendo que el metasoma sea más compacto que en Sceliotrachelinae. Antena en la hembra con clava cilíndrica de 4 a 5 segmentos, éstos se encuentran claramente separados por constricciones; antena en el macho filiforme. Vena submarginal del ala anterior presente en la mayoría de las especies primitivas, pero ausente en las derivadas (Masner 1993).

Biología y distribución

Los Platygastriinae son biológicamente muy cohesivos, y se asocian como endoparasitoides cenobiontes de Cecidomyiidae (Diptera). La hembra es parasitoide de huevos o de instares tempranos de las larvas, y las avispas adultas emergen del hospedero en estado de prepupa o pupa. Diferentes especies al parecer se encuentran cercanamente asociadas con hospederos de plantas particulares (o partes de la planta), o donde se localice la agalla del hospedero (Masner 1993).

Esta subfamilia presenta alrededor de 40 géneros mundiales; aparentemente en las zonas templadas frías se encuentran muchas especies como en los trópicos. Sin embargo, la dominancia de Platygastriinae en Chile y Nueva Zelanda es muy notable (Masner 1993).

Referencias

Fouts (1924) ofrece claves para los géneros de Platygastriinae de Norteamérica; su uso es limitado debido a los subsecuentes cambios en los conceptos genéricos y en la nomenclatura. Jackson (1969) discute algunos caracteres

para separar los géneros del complejo *Synopeas-Leptacis*. Vlug (1985) redescubre y ofrece claves para algunas especies Europeas descritas por Walker y Haliday. Masner y Huggert

(1989) revisan los géneros de Platygasteridae asociados a la subfamilia Inostemmatinae; Vlug (1995) ofrece el catálogo para la familia.

Clave para las subfamilias de Platygasteridae

Modificada de Masner y Huggert 1989

- 1 Cuerpo corto y robusto; laterotergos relativamente anchos (Figura 85.2); maza antenal de la hembra abrupta con 3 o 4 segmentos, aproximados o subcompactos (Figura 85.3), antena del macho completamente con una semimaza antenal (Figura 85.4); en algunas especies, vena submarginal tubular y apicalmente con una protuberancia (Figura 85.5) **Sceliotrachelinae**
- Cuerpo alargado y delgado; laterotergos usualmente estre-

chos y herméticamente presionados contra los esternos, haciendo que el metasoma sea mas compacto (Figura 85.6); clava de la hembra abrupta y cilíndrica usualmente con 4 o 5 segmentos, claramente separados por constricciones (Figura 85.7); antena del macho filiforme (Figura 85.8); en algunas especies, la vena submarginal puede estar presente (Figura 85.9) o ausente **Platygasterinae**

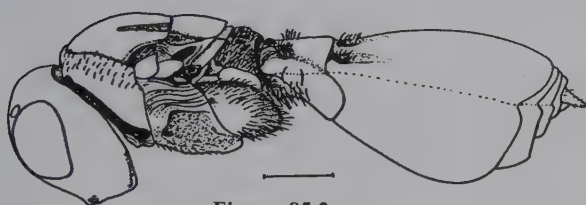


Figura 85.2



Figura 85.4



Figura 85.6

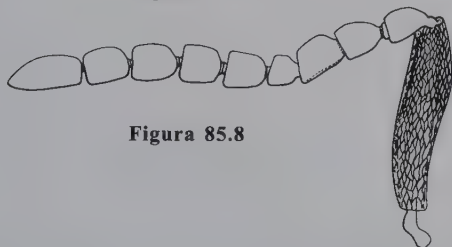


Figura 85.8

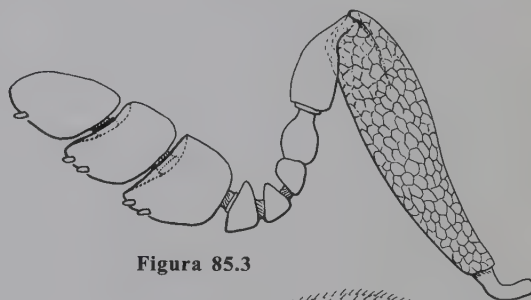


Figura 85.3

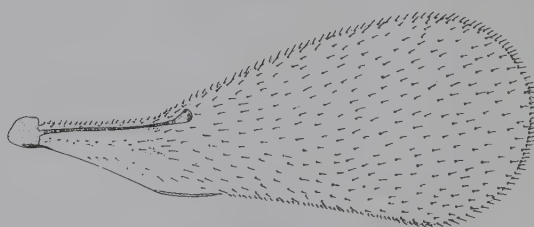


Figura 85.5

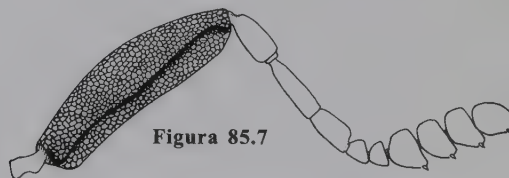


Figura 85.7

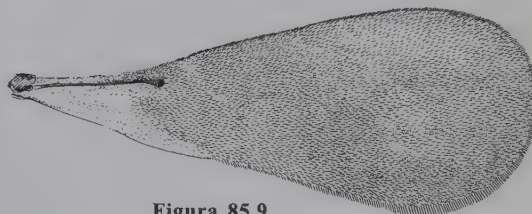


Figura 85.9

Figuras 85.2-85.9: 85.2 Cuerpo en vista lateral, *Fidiobia rugosifrons*; 85.3 Antena, *Fidiobia rugosifrons*, ♀; 85.4 Antena, *Fidiobia rugosifrons*, ♂; 85.5 Ala anterior, *Fidiobia* sp.; 85.6 Cuerpo en vista lateral, *Inostemma* sp.; 85.7 Antena, *Inostemma* sp., ♀; 85.8 Antena, *Inostemma* sp., ♂; 85.9 Ala anterior, *Inostemma* sp.

Familia Scelionidae

L. Masner y T. M. Arias-Penna

Diagnosis

Longitud del cuerpo entre 1 y 2.5 mm, rara vez muy pequeños (0.5 mm) o muy grandes (10 mm). Negros, a veces amarillos o de dos colores con la cabeza negra, mesosoma o tórax rojo/anaranjado, metasoma negro, rara vez con coloraciones metálicas. Generalmente con esculturaciones distintivas, pero algunas especies pequeñas son lisas. Forma del cuerpo extremadamente variable, depende de la forma y del tamaño del huevo del hospedero del cual ellos emergen; pueden ser cilíndricos a deprimidos, delgados y alargados a muy cortos y robustos. Antena geniculada, usualmente con 9 o 10 flagelómeros (ocasionalmente con 4 o 12), escapo alargado; antena en la hembra clavada y en el macho filiforme, con el flagelómero 3 modificado. Ala anterior con vena submarginal que generalmente alcanza el margen anterior del ala, para continuar como vena marginal (algunas veces se engruesa en una mancha oscura), las venas estigmal y a menudo la postmarginal usualmente presentes; ala posterior en muchos géneros, con vena submarginal completa alcanzando los hámulos; alas rara vez sin venación o venas indistintas; algunas especies braquípteras o ápteras, especialmente las hembras. En muchos géneros,

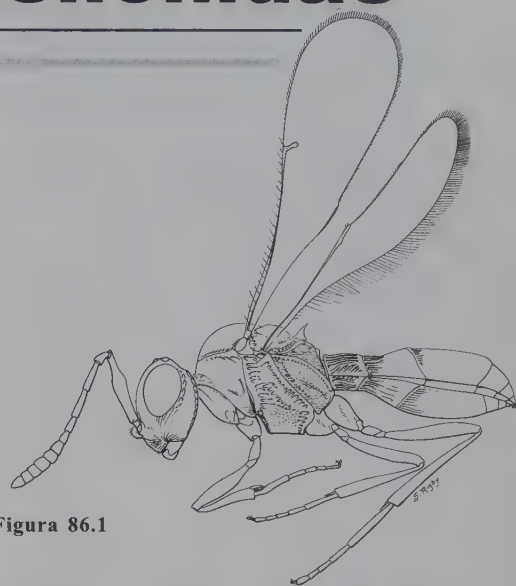


Figura 86.1

metasoma moderada a fuertemente deprimido dorsoventralmente; segmentos del metasoma iguales en longitud entre sí, pero secundariamente uno de los segmentos puede ser mucho más largo que los otros; si el segmento 2 del metasoma es mucho más largo, entonces la vena submarginal alcanza el margen anterior del ala y continúa como venas marginal, estigmal y con frecuencia también como postmarginal; en la hembra, aparentemente el séptimo segmento metasomal puede ser externo o interno, con cercos o placas sensoriales, éste sale junto con el ovipositor en el momento de la puesta de huevos o puede unirse al tergo 6 (véase la discusión de la superfamilia donde se explica el número de segmentos) el cual no sale con el ovipositor; machos con 8 tergos (Masner 1993, 1995). Figura 86.1.

Taxonomía

Masner (1976, 1980) ofrece claves para los géneros del mundo y holártico respectivamente. Dodd (1930) revisó las especies de Teleasinae para Australia. Galloway y Austin (1984) revisa-

ron las especies de Scelioninae para Australia. Johnson (1984) propuso grupos de especies para el género *Telenomus*. Dangerfield *et al.* (2001) presentan la biología, ecología y sistemática de las especies de *Scelio* para Australia. Johnson (1992) ofrece el catálogo de las especies de Proctotrupoidea *s. l.* del mundo, incluyendo Scelionidae y excluyendo Platygasteridae.

Biología y distribución

Los Scelionidae en vida adulta se encuentran en lugares abiertos, en hábitat soleados tales como praderas, también en desiertos, en bosques, en el suelo, en pantanos y en el agua. Los miembros de esta familia poseen una notable diversidad de hábitos. Estas avispas son endoparasitoideas idiobiontes solitarias (todo el desarrollo del parasitoideo se completa dentro del hospedero) de huevos de insectos y arañas (Araneae), evitándolo fuertemente el hiperparasitismo y el superparasitismo; algunos sceliónidos son gregarios (como en algunos Telenominae donde más de un individuo se desarrolla del huevo del hospedero, Masner 1993, 1995).

Muchas especies muestran especificidad alta con el hospedero; la mayoría de especies están restringidas a una especie hospedero y muchas otras están restringidas a una familia hospedero; sin embargo, tal aparente especificidad con el hospedero puede simplemente reflejar la carencia de estudios. Existen registros ocasionales de sceliónidos ovipositando en huevos de especies de diferentes familias, pero en estos casos el hospedero siempre pertenece al mismo orden (Johnson 1984; Masner 1995).

Generalmente la hembra Scelionidae busca los huevos del hospedero en un segmento particular del ambiente. Por ejemplo, las especies de *Leptoteleia* al parecer se restringen a grillos Oecanthinae que ovipositan en los tallos y en las hendiduras de la corteza de la planta (Masner 1978), mientras que especies de *Duta* atacan los huevos de grillos Nemo-biinae del suelo (Masner 1991). En un hábitat limitado, las especies con frecuencia muestran preferencia por un microhábitat particular. Por ejemplo, *Telenomus sphingis* al parecer gasta más tiempo buscando las posturas de *Erinnyis ello* (Sphingidae) por el lado superior de la hoja que por el envés (Gold *et al.* 1989).

Los Scelionidae parasitan los huevos que se encuentran agrupados (Eberhard 1975) y los que se encuentran depositados solitariamente (Allen 1972). Algunos Scelionidae buscan los huevos defendidos por el insecto hembra que oviposita, o la hembra grávida cerca de ovipositar. Por ejemplo, en Colombia *Phanuropsis semiflaviventris* y *Trissolcus bodkini* son atraídos por los individuos inmóviles de *Antiteuchus tripterus* (Pentatomidae) y atacan la postura en masa siendo guardada por la hembra (Eberhard 1975; Masner 1995). Otras hembras de Scelionidae son foréticas, atacan el cuerpo del hospedero adulto y desembarcan cuando el hospedero está ovipositando. Por ejemplo, las especies de Norteamérica de *Synoditella*, usan sus mandíbulas para atacar la membrana intersegmental de los saltamontes (Lanham y Evans 1960), *Epigryon* ataca la superficie ventral del abdomen de Phymatidae (Masner 1980) y *Telenomus calvus* ataca varias partes del cuerpo de un Pentatomidae (Orr *et al.* 1986). Este comportamiento permite a los para-

sitoides tener acceso a las posturas de huevos frescas (Clausen 1976).

Los Scelionidae son parasitoides primarios, aunque se han reportado algunas especies de Europa como hiperparasitoides facultativas (Viktorov 1966). Muchas especies son solitarias y la mayoría evitan fuertemente el superparasitismo. Discriminan previamente el hospedero parasitado, detectando el marcaje de una feromona externa o por marcaje interno. Después de la oviposición, la avispa hembra aplica un marcaje externo originado en su glándula accesoria (Strand 1986), y después frota el ovipositor extruido sobre la superficie de la postura del hospedero; el marcaje se activa inmediatamente después de la deposición, pero tarda entre 12 horas y 3 días (Bosque y Rabinovich 1979; Klomp *et al.* 1980). El marcaje interno al parecer está relacionado con la necrosis del huevo del hospedero y difiere del marcaje externo en que éste no toma efectos inmediatos, persiste a través del desarrollo y se reconoce entre los taxones (Strand 1986). Cuando el superparasitismo ocurre, se da mientras el marcaje externo aún se detecta, pero antes de que el marcaje interno haya tomado efecto.

En *Telenomus heliothidis* la hembra introduce un veneno en las posturas del hospedero cuando oviposita, deteniendo así el desarrollo del hospedero (Strand *et al.* 1986). Los teratocitos, que son liberados por la membrana del huevo del Scelionidae, ayudan en el desarrollo y a la vez producen secreciones que resultan en necrosis para los huevos del hospedero (Strand 1986). Estas secreciones también destruyen a otros parasitoides que en el suceso están presentes (Masner 1995).

El primer instar de la larva es muy característico; no presenta segmentación visible, el cuerpo se constriñe centralmente en dos partes y se distingue el cefalotórax y un apéndice caudal largo. A esta larva se la llama teleaforme. Las mandíbulas aparentemente se usan en combates intraespecíficos entre dos larvas de Scelionidae que se están desarrollando al mismo tiempo (Strand 1986). Normalmente se presentan 3 instares larvales y la mayor parte del periodo de alimentación se presenta en los dos últimos instares. El segundo instar en algunas especies es sacciforme, y la larva madura es típicamente himenopteriforme. La pupación se lleva a cabo en el huevo del hospedero (Masner 1995).

En las especies que atacan masas de huevos, la mayoría de los individuos que emergen son hembras (Waage 1982). Los machos emergen primero y luchan por la supremacía de la masa de huevos (Eberhard 1975), luego ellos se entrecruzan con sus hermanas tan pronto emergen (Johnson 1984). El comportamiento de cortejo y entrecruzamiento ha sido descrito en varias especies, como por ejemplo en *Phanuropsis semiflaviventris* y *Trissolcus bodkini* (Eberhard 1975).

En las regiones templadas muchas especies de Scelionidae presentan patrones de emergencia de los adultos sincronizados con el periodo de oviposición de sus hospederos;

se piensa que esto no es generalizado (Orr 1988). Pocas especies adultas de las regiones templadas son longevas (Grijpma 1984); sobreviven al invierno y atacan las posturas de sus hospederos el año siguiente (Torgersen y Ryan 1981; Grijpma *et al.* 1991). Al parecer la longevidad prolongada de los adultos también ocurre en las regiones estacionales de los trópicos. Por ejemplo, en la estación seca de Costa Rica, se ha observado un Telenominae atacando masas de huevos de las especies de Pentatomidae, éste se desarrolla rápidamente y emerge. Aparentemente pasa la mayor parte de la estación seca como adulto (Masner 1995).

Hay un contraste entre la uniformidad general de coloración negra y marrón de los Scelionidae encontrados en el trópico del Viejo Mundo, y la mayoría de Scelionidae del Neotrópico que muestran un patrón de coloración, anaranjada o rojiza en el mesosoma. Esta coloración posiblemente es aposemática, y proporciona protección contra los depredadores. Las evidencias acerca de la coloración son aún circunstanciales, pero es interesante observar que los patrones de coloración son similares en algunos Braconidae, Evaniidae, Symphyta, Mutillidae, Ichneumonidae y en *Stigmus*, un género de Crabronidae (Masner 1995).

Se han descrito alrededor de 3.000 especies de Scelionidae para el mundo (Masner 1993), incluidas en 168 géneros (Arias 2002) y clasificados en 3 subfamilias: Scelioninae, Teleasinae y Telenominae. Pero la fauna real se estima en alrededor de 7.000 especies (Masner 1993). Para el Neotrópico se registran 57 géneros y 342 especies (Arias 2002).

Importancia económica

La familia Scelionidae, particularmente Telenominae, ha sido usada con éxito en programas de control biológico clásico, dirigido principalmente contra plagas de Hemiptera y Lepidoptera (Masner 1995).

Se reconocen 3 subfamilias: Scelioninae, Teleasinae, y Telenominae. Las dos primeras, en apariencia, están cercanamente relacionadas, Teleasinae podría verse mejor como una tribu de Scelioninae y Telenominae es completamente diferente de Scelioninae y Teleasinae.

Scelioninae

Diagnosis

Ocelos laterales más cerca de las órbitas internas de los ojos que del ocelo medio; si están más cerca al ocelo medio, entonces el tergo 3 no es el más grande o la vena marginal es más corta que la vena estigmal y la postmarginal es larga

o el ala anterior carece de venación; metasoma con laterotergos angostos, impresos sobre los esternos formando un claro reborde submarginal. El estado primitivo del metasoma, con los segmentos subiguales en longitud, se encuentran en Sparasionini, Mantibariini, Scelionini, y en la mayoría de los Calliscelionini. El estado avanzado, con el segmento 2 o el 3 distintivamente más largo, se encuentra en Gryonini, Baeini, y Embidobiini. Los lateroesternos están bien definidos, y junto con los laterotergos angulosos y flexibles, forman una margen lateral aguda en el metasoma.

Biología y distribución

Las hembras de Scelioninae son parasitoides de huevos de varios insectos y arañas (Araneae). La edad geológica de cada grupo está reflejada por la elección adecuada del hospedero. La tribu más primitiva, Sparasionini, es parasitoide de Tettigoniodea (Orthoptera: Tettigonidae: Decticinae) o Grylloidea (Grylloptera: Gryllacrididae: Stenopelmatinae) primitivos (Masner 1976). Las hembras de las tribus más avanzadas de Scelioninae parasitan a los más avanzados Tettigoniodea o Grylloidea. Los miembros de Scelionini son parasitoides de Acrididae (Orthoptera) y presentan foforesis (Masner 1976). Los miembros de algunas tribus altamente derivadas parasitan Heteroptera o Embioptera. La tribu Baeini aparentemente coevolucionó con las arañas araneomorfas (Araneae) (Austin 1985; Masner 1976). Miembros de Thoronini parasitan Heteroptera bajo el agua (Masner 1972), y otros scelioninos parasitan Grylloidea en cuevas. Las diferentes especies foréticas altamente especializadas de las tribus Mantibariini, Scelionini, y Gryonini están asociados con Mantidae (Dyctioptera: Mantodea), Acrididae (Orthoptera), o Hemiptera, respectivamente. Sorprendentemente los Scelioninae no evolucionaron asociados a Formicidae o Isoptera. Toda la tribu Gryonini está confinada estrictamente a huevos de Heteroptera, principalmente Coreidae, Pentatomidae, Scutelleridae, Lygaeidae, Reduviidae (Masner 1976), Alydidae y Largidae (Masner 1983). Los Baryconini son parasitoides oófagos de Phaneropterinae (Tettigoniidae) y al parecer los miembros de esta tribu parasitan huevos de Orthoptera arbóreos (Catididos) (Masner 1976). Los Embidobiini son parasitoides de huevos de Embioptera y Arachnidae (Masner y Dessart 1972; Masner 1976). Los miembros más grandes de Calliscelionini parasitan huevos de Tettigoniidae y los miembros más pequeños huevos de Gryllidae (Masner 1976).

Scelioninae es la subfamilia más grande y polítípica; contiene más del 90% de los géneros de Scelionidae, clasificados en 16 tribus. La diversidad y el número máximo de especies en todos los grupos de esta subfamilia se encuentran en los trópicos, donde sólo una pequeña parte de las especies han sido descritas. Los miembros de Scelioninae también prosperan en hábitat secos, incluyendo desiertos (Masner 1993).

Teleasinae

Diagnosis

Ocelos laterales alejados de las órbitas internas por una distancia que corresponde varias veces a la longitud de su propio diámetro; fórmula antenal 12-12; vena marginal del ala anterior, al menos 3 veces más larga que la vena estigmal, vena postmarginal ausente; palpos reducidos, el tergo 3 del metasoma es el más grande, los laterotergos se encuentran muy estrechos y se fijan profundamente en los esternos, por consiguiente el puente submarginal está muy bien desarrollado; tergo 7 de la hembra aparentemente no sale con el ovipositor durante la puesta de huevos (Masner 1993).

Biología y distribución

Aunque se conoce muy poco acerca de la biología de los Teleasinae, todos los miembros de la subfamilia probablemente están restringidos a huevos de escarabajos Carabidae (Sharkey 1981); estos datos biológicos justifican la retención de Teleasinae como una subfamilia independiente. Hay un alto grado de reducción del ala en muchas especies, por lo que se acepta una posible polimorfía en el ala de algunos de ellos, incluso los machos.

Teleasinae internamente es muy homogénea; contiene aproximadamente 10 géneros de distribución mundial, y con frecuencia se dificulta distinguir uno de otro. La mayoría de las especies se encuentran en climas templados (Masner 1993).

Clave para las subfamilias de Scelionidae

Modificada de Masner 1995

- 1 Vena marginal del ala anterior 2.5 a 4.0 veces más larga que la vena estigmal; tergo 3 del metasoma más largo y ancho, tan largo ó más que la longitud de los siguientes tergus combinados; ocelo lateral alejado del margen del ojo por lo menos dos veces su propio diámetro, con frecuencia está más cerca al ocelo anterior que al margen ocular **Teleasinae**
- Vena marginal del ala anterior a lo sumo dos veces más larga que la vena estigmal, usualmente es más corta; tergo 3 variable en longitud, pero siempre más corto que la longitud combinada de los subsiguientes tergus; ocelo lateral usualmente cercano al margen del ojo 2
- 2(1) Metasoma con laterotergos amplios, unidos libremente a los esternos, de ahí que no presenten un reborde submarginal impreso; tergo 2 es el más largo; antena de la hembra usualmente con 11 segmentos (rara vez 10), el macho con 12 segmentos **Telenominae**
- Metasoma con laterotergos angostos agudamente impresos sobre los esternos, formando un claro reborde submarginal, segmentos del metasoma usualmente más o menos del mismo tamaño, tergo 2 rara vez es el más largo; antena de la hembra usualmente con 12 segmentos, rara vez menos (6 a 11), el macho con 12 segmentos antenales y rara vez menos (8 a 11) **Scelioninae**

Clave para las tribus de Scelioninae

Adaptada de Masner (1995)

El escafió (*skaphion*) hace referencia a la región, usualmente lisa, anterior y media del mesoscudo, marginada posteriormente por una quilla transversa.

- 1 Tergo 2 del metasoma más largo que el tergo 3; cuerpo con frecuencia corto y robusto, menos de 3 mm de longitud ... 2
- Tergo 2 del metasoma como mucho tan largo como el tergo 3 5
- 2(1) Cuerpo liso, con pilosidades largas y espaciadas; vena postmarginal del ala anterior casi alcanza el ápice alar, cilios marginales al menos tan largos como el ancho del ala **Embidobiini** (en parte)

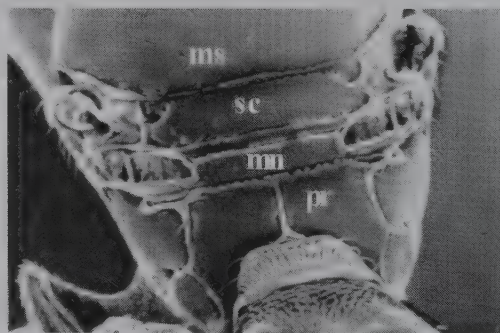


Figura 86.2 Vista dorsal del escutelo *Aradophagus* sp.

- Cuerpo con grabados y pilosidades cortas; vena postmarginal del ala anterior presente y cilios marginales más cortos que el ancho del ala **3**

3(2) Escutelo rectangular (Figura 86.2); hembras de coloraciones amarillas y machos marrón oscuro; ojos generalmente de color verde iridiscente; antena de la hembra delgada (Figura 86.3); cuerpo deprimido (Figura 86.4) **Aradophagini** (*Aradophagus*)

- Escutelo semicircular mucho más largo que el metanoto (Figura 86.5) **4**

4(3) Ala anterior dos veces más larga que el metasoma y con traza de vena basal (Figura 86.6) **Machos de Baeini** (en parte)

- Ala anterior como mucho 1.5 veces más larga que el metasoma, sin traza de vena basal (Figura 86.7) **Gryonini**

5(1) Antena de la hembra con 7 segmentos, mazo sin segmentos (Figura 86.8), antena del macho con 11 segmentos o menos; cuerpo con una longitud menor de 3 mm. **6**

- Antena de la hembra con mazo segmentado, presenta más de 7 segmentos (generalmente 12), macho con 12 segmentos en la antena **7**

6(5) Escafión presente **Thoronini** (en parte)

- Escafión ausente **Baeini** (en parte)

7(5) Metasoma en vista lateral deprimido en la región anterior, al menos los tergos 2 y 3 (Figura 86.9) **Cremastobaeini**

- Metasoma liso en vista lateral **8**

8(7) Vena submarginal del ala posterior incompleta y no alcanza el margen anterior del ala (Figura 86.10) **9**

- Vena submarginal del ala posterior completa y alcanza el margen anterior del ala o áptero (Figura 86.11) **11**

9(8) Tibia media y posterior con dos espolones apicales; ojos con pilosidades largas y esparcidas; vena postmarginal del ala anterior ausente; metasoma, en vista lateral con intersegmentaciones constreñidas **Sparasionini**

- Tibia media y posterior con un espolón apical **10**

10(9) Por detrás de la cabeza se encuentran mechones de setas densas (Figura 86.12); metasoma generalmente liso, suturas entre los tergos 2 y 3 arqueadas (Figura 86.13) **Doddiellini** (*Doddiella*)

- Por detrás de la cabeza sin mechones de setas densas; metasoma con grabados **Scelionini**



Figura 86.3



Figura 86.4

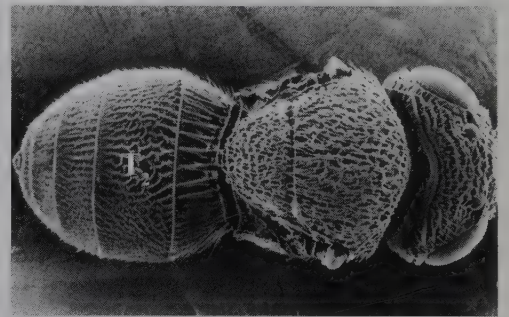


Figura 86.5

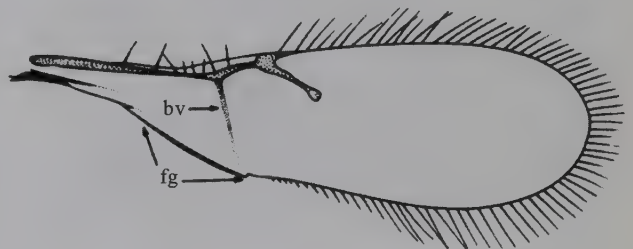


Figura 86.6

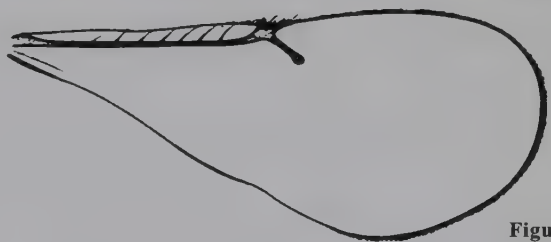


Figura 86.7

Figuras 86.3-86.7: 86.3 Antena, *Aradophagus fasciatus*, ♀; 86.4 Vista lateral del cuerpo, *Aradophagus* sp.; 86.5 Vista dorsal del cuerpo, *Gryon* sp.; 86.6 Ala anterior, *Baeus* sp., ♂; 86.7 Ala anterior, *Gryon insularis*.

11(8) Frente con depresión, con estrías transversas (Figura 86.14), o lateralmente carenada (Figura 86.15) **12**
 - Frente sin depresión evidente y con carenas laterales **14**

12(11) Vena marginal del ala anterior más larga que la vena estigmal **Psilanteridini** (en parte)
 - Vena marginal del ala anterior más corta que la vena estigmal **13**

13(12) Cuerpo de longitud aproximada de 1 mm, de color amarillo **Embidobiini** (en parte)
 - Cuerpo de 2,5 mm o más de longitud, de coloración oscura... **Baryconini** (en parte)

14(11) Escafió presente (Figura 86.16) **15**
 - Escafió ausente **17**

15(14) Cuerpo liso y brillante, sin micrograbados.....
 **Thoronini** (en parte)
 - Cuerpo con micrograbados **16**

16(15) El metanoto se extiende posteriormente en una placa semicircular o triangular; notaulo completo; vena marginal del ala anterior más corta que la vena estigmal
 **Baryconini** (en parte)

- Sin la combinación de arriba
 mayoría de los **Psilanteridini** (en parte)

17(14) Antena de la hembra con menos de 12 segmentos; venas postmarginal y estigmal del ala anterior más largas que la vena marginal **Embidobiini** (en parte)
 - Antena de la hembra con 12 segmentos **18**

18(17) Escutelo con una espina sobre la margen posterior (Figura 86.17) **Psilanteridini** (en parte)
 - Escutelo sin espina **19**

19(18) Cuerpo no alargado y metasoma pedunculado (Figura 86.18) **Psilanteridini** (en parte)
 - Cuerpo alargado y metasoma no pedunculado (Figura 86.19) **Calliscelionini**

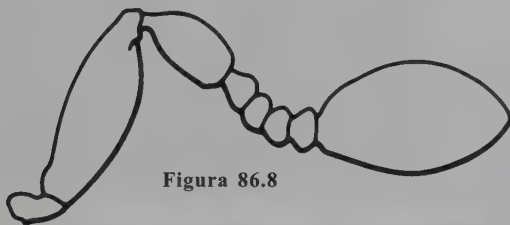


Figura 86.8



Figura 86.9

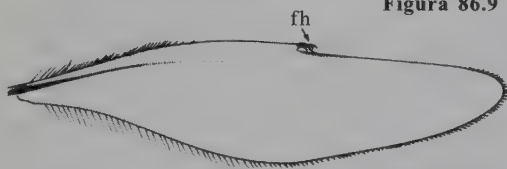


Figura 86.10

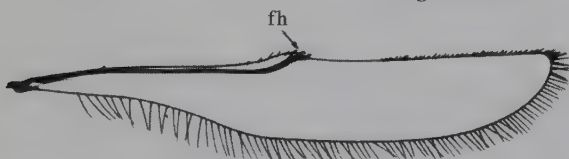


Figura 86.11

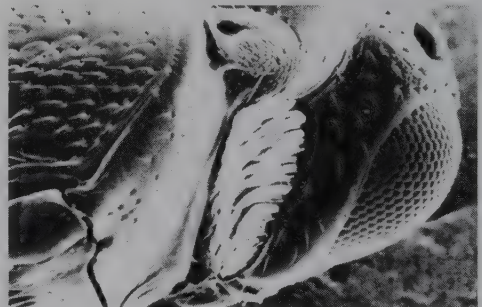


Figura 86.12

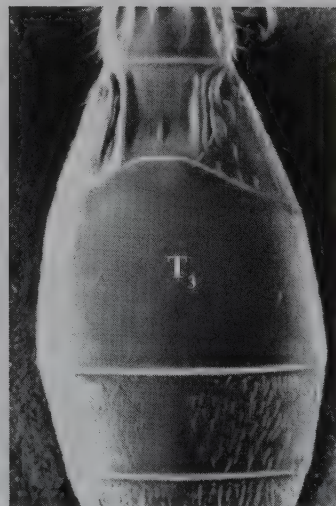


Figura 86.13

Figuras 86.8-86.13: **86.8** Antena, *Baeus* sp., ♀; **86.9** Vista lateral del cuerpo, *Cremastobaeus* sp.; **86.10** Ala posterior, *Sparasion* sp.; **86.11** Ala posterior, *Macroteleia* sp.; **86.12** Temple, *Doddiella* sp.; **86.13** Metasoma, *Doddiella* sp.

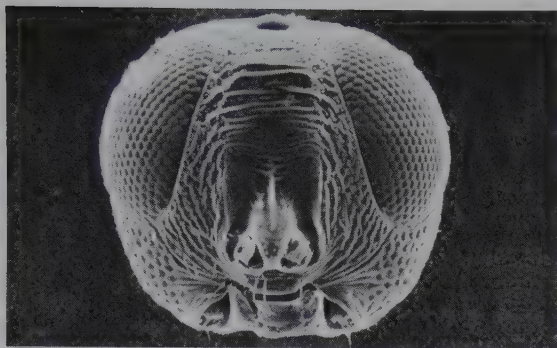


Figura 86.14

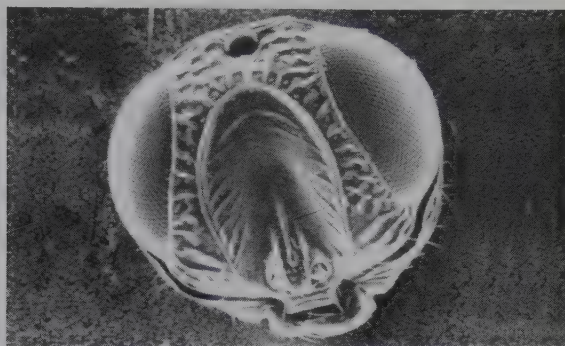


Figura 86.15

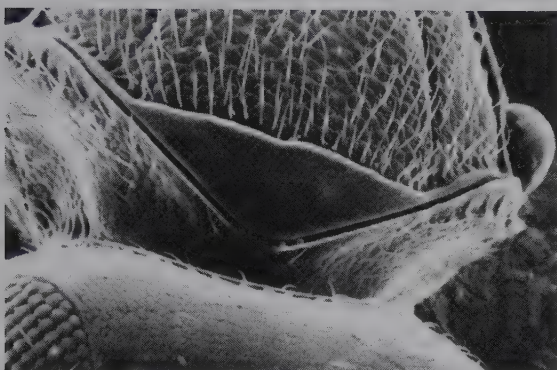


Figura 86.16

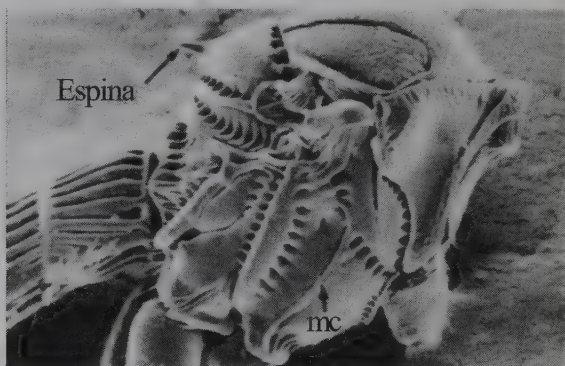


Figura 86.17

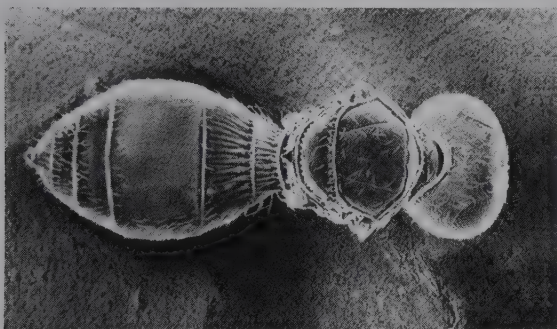


Figura 86.18

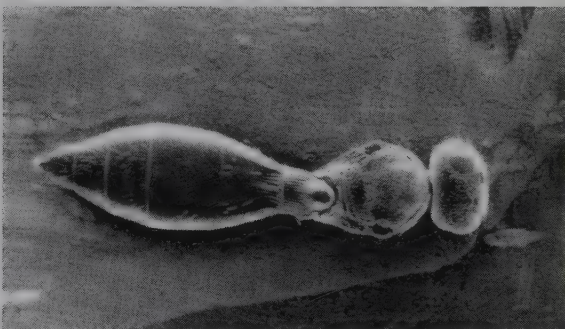


Figura 86.19

Figuras 86.14-86.19: 86.14 Cabeza, *Leptoteleia* sp.; 86.15 Cabeza, *Baryconus* sp.; 86.16 Escafión, *Spiniteleia* sp.; 86.17 Vista lateral del mesosoma, *Spiniteleia* sp.; 86.18 Vista dorsal del cuerpo, *Psilanteris* sp.; 86.19 Vista dorsal del cuerpo, *Probaryconus* sp.

Literatura citada capítulos 84-86

- Allen, H. W. 1972. A monographic study of the subfamily Tiphinae (Hymenoptera: Tiphidae) of South America. *Smithsonian Contributions to Zoology* 113:1-76.
- Arias, T. M. 2002. Lista de los géneros y especies de la superfamilia Platygastroidea (Hymenoptera) de la Región Neotropical. *Biota Colombiana* 3(2):215-234.
- Arias, T. M. 2004. La Superfamilia Platygastroidea (Hymenoptera) en Colombia, pp. 351-432, en: Fernández, F., G. Andrade y G. Amat (eds.). *Insectos de Colombia*. Vol. 3. Universidad Nacional de Colombia-Instituto Humboldt, Bogotá D. C.
- Austin, A. D. 1983. Morphology and mechanics of the ovipositor system of *Ceratobaeus* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) and related genera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 12(2/3):139-55.
- Austin, A. D. 1985. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the

- Australian fauna. *Journal of Natural History* 19:359-379.
- Bin, F. y S. B. Vinson. 1986. Morphology of the antennal sex-glands in male *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of the green stink bug, *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). *International Journal of Morphology and Embryology* 15(3):359-376.
- Bosque, C. y J. E. Rabinovich. 1979. Population dynamics of *Telenomus fariai* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasite of Chagas disease vectors VII. Oviposition behavior and host discrimination. *The Canadian Entomologist* 111:171-180.
- Clausen, C. P. 1976. Phoresy among entomophagous insects. *Annual Review of Entomology* 21:343-368.
- Clausen, C. P. (ed.). 1978. *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review*. Handbook. 480 United States Department of Agriculture. Washington D. C.
- Dangerfield, P. C., A. D. Austin y G. L. Baker. 2001. *Biology, ecology and systematics of Australian Scelio wasp parasitoids of locust and grasshopper eggs*. CSIRO Publishing.
- Delvare, G. y H. P. Aberlenc. 1989. *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles*. PRIFAS, CIRAD-GERDAT, Montpellier, France.
- Dodd, A. P. 1930. A revision of the Australian Teleasinae (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 4(2):41-91.
- Eberhard, W. G. 1975. The ecology and behaviour of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: Strategy and counterstrategy in host and its parasites. *Smithsonian Contributions to Zoology* 205:1-39.
- Fouts, R. M. 1924. Revision of the North American wasps of the subfamily Platygasterinae. *Proceedings of the United States National Museum* 2484:1-145.
- Fouts, R. M. 1947. Parasitic wasps of the genus *Trimorus* in North America. *Proceedings of the United States National Museum* 98:91-48.
- Galloway, I. D. y A. D. Austin. 1984. Revision of the Scelioninae (Hymenoptera: Scelionidae) in Australia. *Australian Journal of Zoology, Supplemental Series*.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-1443.
- Gibson, G. A. P. 1999. Sister-group relationships of the Platygastroidea and Chalcidoidea (Hymenoptera) -An alternate hypothesis to Rasnitsyn (1988). *Zoologica Scripta* 28:125-138.
- Gold, C. S., M. A. Altieri y A. C. Bellotti. 1989. Relative oviposition rates of the cassava hornworm, *Erinnyis ello* (Lep.: Sphingidae), and accompanying parasitism by *Telenomus sphingis* (Hym.: Scelionidae), on upper and lower leaf surface of cassava. *Entomophaga* 34:73-76.
- Grijpma, P. 1984. Host specificity of *Telenomus nitidulus* (Thomson) (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasite of the satin moth *Leucoma salicis*. L. *Nederlands Bosbouw tijdschrift* 56:201-207.
- Grijpma, P., J. C. van Lenteren y L. M. van Sonderen. 1991. Host specificity and oviposition behavior of *Telenomus nitidulus*, egg parasite of the satin moth, *Leucoma salicis*. *Proceedings in Experimental and Applied Entomology* 2:169-170.
- Haeussler, G. J. y D. W. Clancy. 1944. Natural enemies of Comstock mealybug in the eastern State. *Journal of Economic Entomology* 37:503-509.
- Jackson, D., 1969. New Characters for generic separation in the *Synopeas-Leptacis* complex (Hymenoptera: Platygasteridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 71(3):400-402.
- Johnson, N. F. 1984. Systematics of Nearctic *Telenomus*: Classification and revision of the *podisi* and *phymatae* species groups (Hymenoptera: Scelionidae). *Ohio State University, Knull Series* 2:1-113.
- Johnson, N. F. 1992. Catalog of world species of Proctotrupoidea, exclusive of Platygasteridae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 51:1-825.
- Klomp, H., B. J. Teerink y Wei Chun Ma. 1980. Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the egg parasite *Trichogramma embryophagum* (Hym.: Trichogrammatidae): A matter of learning and forgetting. *Netherlands Journal of Zoology* 30:254-277.
- Lanham, U. N. y F. C. Evans. 1960. Observations on the scelionid component of a grassland insect fauna. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 55:84-87.
- Masner, L. 1956. First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctotrupoidea (Hym.) in CSR. (First part - family Scelionidae). *Acta Faunica Entomologica Musei Nationalis Pragae* 1:99-126.
- Masner, L. 1972. The classification and interrelationships of Thoronini (Hymenoptera: Proctotrupoidea, Scelionidae). *The Canadian Entomologist* 104:833-849.
- Masner, L. 1976. Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera; Proctotrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97:1-87.
- Masner, L. 1978. A revision of the new world species of *Leptoteleia* Kieffer (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasites of crickets. *The Canadian Entomologist* 110:353-380.
- Masner, L. 1980. Key to the Holarctic genera of Scelionidae, with descriptions of new genera and species (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 113:1-54.
- Masner, L. 1983. A revision of *Gryon* Haliday in North America (Hymenoptera: Proctotrupoidea: Scelionidae). *The Canadian Entomologist* 115:123-174.
- Masner, L. 1991. The Nearctic species of *Duta* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae), egg parasitoids of ground crickets (Orthoptera: Gryllidae). *The Canadian Entomologist* 104:505-510.
- Masner, L. 1993. Superfamily Platygastroidea, pp. 558-565, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Masner, L. 1995. The Proctotrupoid families, pp. 209-246, en: P. E. Hanson e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of*

- Costa Rica. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Masner, L. y P. Dessart. 1972. Notes of Embidobiini (Scelionidae: Hymenoptera) with description of a new genus. *The Canadian Entomologist* 104:505-510.
- Masner, L. y L. Huggert. 1989. World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygastriinae and Sceliotrachelinae (Hymenoptera: Platygastriidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 147:1-214.
- Orr, D. B. 1988. Scelionid wasps as biological control agents: A review. *Florida Entomologist* 71:506-528.
- Orr, D. B., J. S. Russin y D. J. Boethel. 1986. Reproductive biology and behavior of *Telenomus calvus* (Hymenoptera: Scelionidae), a phoretic egg parasitoid of *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *The Canadian Entomologist* 118:1063-1072.
- Parnell, J. R. 1963. Three gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) and their parasites found in the pods of broom (*Sarothammus scoparius* (L.) Wimmer). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 115:261-275.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman and Hall, Londong, UK.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. The origin and evolution of hymenopteran insects. *Trudy Paleontologéskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR* 174:1-191 (en ruso).
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Richards, O. W. y R. G. Davies. 1977. *Imms' general textbook of entomology. Classification and biology*. Vol. 2. 10a ed. Chapman and Hall, London.
- Sharkey, M. J. 1981. A revision of the Nearctic species of *Teleas* Latreille (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Scelionidae). *The Canadian Entomologist* 113:907-929.
- Strand, M. R. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies, pp. 97-136, en: Waage, J. y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press, London.
- Strand, M. R., S. M. Meola y S. B. Vinson. 1986. Correlating pathological symptoms in *Heliothis virescens* eggs with development of the parasitoid *Telenomus heliothidis*. *Journal of Insects Physiology* 32:389-402.
- Torgersen, T. R. y R. B. Ryan. 1981. Field biology of *Telenomus californicus* Ashmead, an important egg parasite of douglas-fir tussocks moth. *Annals of the Entomological Society of America* 74:185-186.
- Viktorov, G. A. 1966. *Telenomus sokolovi* Mayr (Hymenoptera: Scelionidae) as a secondary parasite of the eggs of *Eurygaster integriceps* Put. *Doklady Akademiyi Nauk SSSR (Biol.)* 169:741-744 (en ruso).
- Vlug, H. J. 1985. The types of Platygastriidae (Hymenoptera, Scelionoidea) described by Haliday and Walker and preserved in the National Museum of Ireland and in the British Museum (Natural History). 2. Keys to species, redescriptions, synonymy. *Tijdschrift voor Entomologie* 127:179-224.
- Vlug, H. J. 1995. *Catalogue of the Platygastriidae (Platygastridae) of the world*. SPB Academic Publishing.
- Waage, J. K. 1982. Sib-mating and sex ratio strategies in scelionid wasp. *Ecological Entomology* 7:103-112.
- Whitfield, J. B. 1992. Phylogeny of the non-aculeate Apocrita and the evolution of parasitism in the Hymenoptera. *Journal of Hymenoptera Research* 1:3-14.

CAPÍTULO 87

Superfamilia Ceraphronoidea

L. Masner

Diagnosis

La superfamilia está definida por la siguiente combinación de atributos: antena distintivamente geniculada con el escapo largo, insertado justo por arriba del clipeo. Ala anterior con la vena C + R fusionadas en una barra sólida. Ala anterior con la vena Rs curva hacia

arriba. Segundo segmento metasomal grande, al parecer se conecta directamente con el propodeo. Pronoto se extiende hasta la tégula. Mesoscuto dividido en tres partes. Espiráculos metasomales ausentes. Ápice de la protibia con 2 espolones. Avispas pequeñas, negras o marrón oscuro o amarillas, nunca metálicas y superficialmente se parecen a Scelionidae, Chalcidoidea, o a algunos Dryinidae (Aphelopinae) (Masner 1993).

Filogenia

Masner y Dessart (1967) removieron a Ceraphronidae y Megaspilidae de Proctotrupeoidea y establecieron la superfamilia, además proporcionaron datos de interrelaciones y morfología en el grupo, otros autores (Konigsmann 1978; Muesebeck en Krombein *et al.* 1979; Gauld y Bolton 1988) también aceptan la agrupación de estos taxones en superfamilia.

Gibson (1985) establece que Ceraphronoidea es un grupo monofilético con base en los siguientes caracteres: forma del músculo depresor mesotrocanteral y la localización del apodema del músculo oclisor; además estableció que Megalyridae es grupo hermano de la superfamilia, al compartir la

posición del espiráculo mesotorácico y la forma del músculo mesotergotrocanteral. Whitfield *et al.* (1989) establecieron evidencias de la monofilia de Megaspilidae + Ceraphronidae, basados en la forma de la región del metapostnoto (Gauld y Hanson 1995).

Distribución

A escala mundial se han descrito 800 especies, pero se estiman alrededor de 2.000. En lo que respecta a la Región Neotropical, no hay cifras fiables, debido a la ausencia de revisiones.

Clave para las familias de Ceraphronoidea

- 1 Margen anterior del metasoma, en vista dorsal, con una constricción a manera de cuello (Figura 87.1A); antena en ambos sexos con 11 segmentos; protibia con dos espolones, el más largo se bifurca en el ápice; mesotibia con 2 espolones; ala anterior usualmente con estigma grande (Figura 87.2A); mesoscudo usualmente con 3 surcos longitudinales o rara vez con un esclerito reducido o estrecho **Megaspilidae**
- Margen anterior del metasoma en vista dorsal sin una constricción a manera de cuello, pero el margen está bien impreso (Figura 87.1B); antena de la hembra con 10 segmentos (rara vez, 7, 8, o 9 segmentos); antena del macho con 11 segmentos (una especie con 10 segmentos); protibia con dos espolones, el más largo no se bifurca en el ápice; mesotibia con un espolón; ala anterior con estigma lineal (Figura 87.2B); mesoscudo con más de un surco medio, nunca reducido **Ceraphronidae**

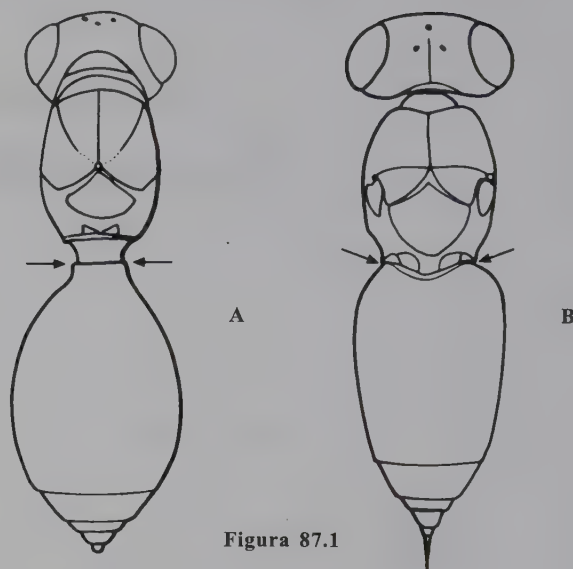


Figura 87.1

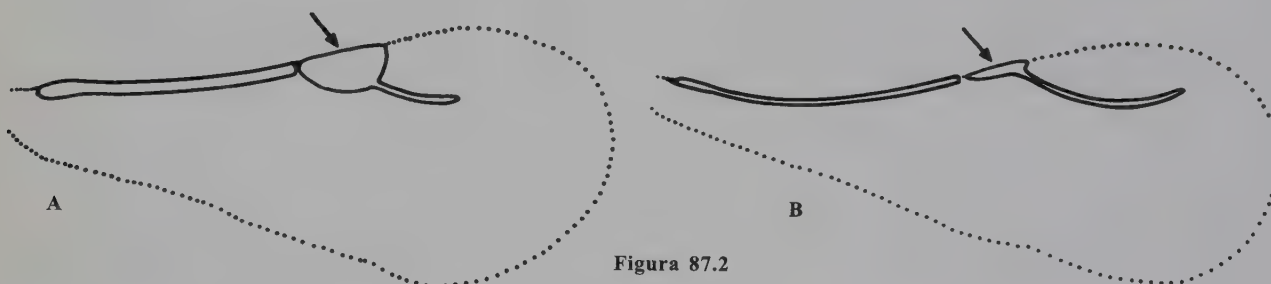


Figura 87.2

CAPÍTULO 88

Familia Ceraphronidae

L. Masner

Diagnosis

Cuerpo entre 0.5 a 3 mm de longitud, usualmente negros o marrón oscuro, a veces amarillos, anaranjados, o rojizos, nunca metálicos. Antena en la hembra generalmente con 10 segmentos (rara vez 7, 8 o 9) — clavada en algunas especies— y en el macho con 11 segmentos (una especie con 10). Mesoscudo sin notaulo, pero con un surco longitudinal medio. Macrópteros, braquípteros, o casi ápteros; ala anterior con venas submarginal, marginal y estigmal (radial), esta última por lo general larga y curva, con un estigma lineal estrecho. Tibia media con un espolón, tibia posterior con dos. Metasoma muy esclerotizado, ancho en la base, con carenas transversas en la región anterior y generalmente con carenas longitudinales; órgano de Waterston presente (Dessart 1992, 1995b; Masner 1993). Figura 88.1.

Las formas braquíptera se pueden separar de otros microhimenópteros también braquípteros

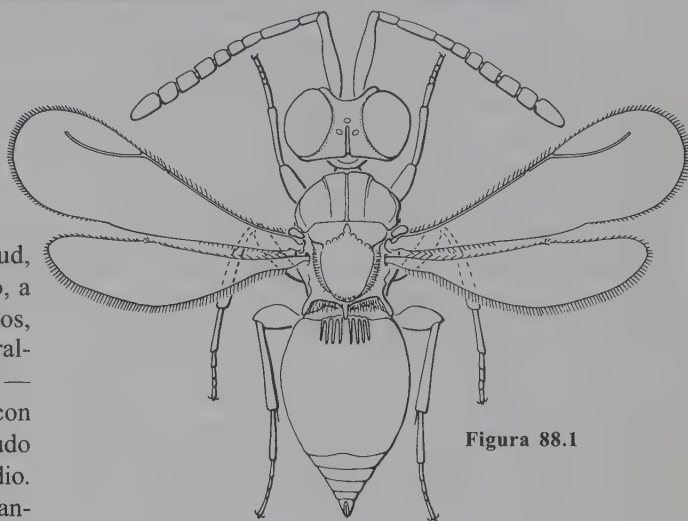


Figura 88.1

por el número de segmentos antenales y por la forma basal del metasoma. Se pueden distinguir de los megaspílidos braquípteros por la ausencia de notaulo. Las formas aladas tienen una venación particular que sólo la comparten con los machos Lagynodinae (Megaspilidae); sin embargo, éste último tiene el extremo anterior del tergo metasomal más grande (el verdadero tergo 2 = aparente tergo 1), estrecho y en forma de «cuello» corto (Dessart 1995b).

Taxonomía

Dessart y Cancemi (1986) ofrecen claves para los géneros del mundo. No hay revisiones para la Región Neotropical.

Biología y distribución

Biológicamente Ceraphronidae es un grupo con muy pocos datos disponibles en registros de hospederos e interacciones con éstos. La información está restringida en su mayoría a algunas especies de dos géneros, *Aphanogmus* y *Cera-*

phron. Sin embargo, los datos muestran que el rango de hospederos de Ceraphronidae es grande y al menos abarca 5 órdenes: Diptera, Hymenoptera, Thysanoptera, Homoptera y Neuroptera. Las familias Drosophilidae, Sciaridae, Syrphidae y Phoridae sirven como hospederos para Ceraphronidae (Muesebeck en Krombein *et al.* 1979). Diferentes especies de *Ceraphron* y *Ecitonetes* han sido colectadas en nidos de roedores Cricetidae y en asociación con hormigas legionarias (Dessart 1979; Muesebeck en Krombein *et al.* 1979), donde posiblemente parasitan Diptera (Dessart 1995b).

Algunas especies de *Aphanogmus* al parecer son polífagas y han sido registradas parasitando larvas de diversas especies afidófagas y acarífagas de Cecidomyiidae (Diptera),

y algunas también se alimentan de micelios de hongos (Dessart 1992). Poco se conoce sobre las especies hiperparasitoides de *Aphanogmus* y *Ceraphron*, pero al parecer son ectoparasitoides idiobiontes, de capullos de Braconidae e Ichneumonidae (Masner 1993; Muesebeck en Krombein *et al.* 1979), Bethyidae (Dessart 1988) y Dryinidae (larva/prepupa) (Swezey 1908).

Aphanogmus fulneki de Europa y Norteamérica se desarrolla como endoparasitoide cenobionte, esta especie se desarrolla internamente en la larva del mosquito y finalmente pupa dentro de la piel de la larva madura del hospedero (Parnell 1963; Dessart 1992); el endoparasitismo también se ha observado en otras especies que parasitan larvas de fitófagos Cecidomyiidae (Diptera) (Bakke 1955), una especie ocasionalmente es parasitoide de estados preadultos de Thrips (Dessart y Bournier 1971).

Todos los Ceraphronidae, tanto machos como hembras, poseen un área reticular alveolada, en la región dorsal media del metasoma, cerca de la margen anterior del aparente tergo IV. Esta área es también llamada órgano de Waterston, generalmente está cubierta por la margen posterior del tergo precedente, algunas veces es visible en forma de mancha oscura, y su función es desconocida; posiblemente esta área actúa como una superficie de evaporación de algunas secreciones volátiles (Dessart 1992, 1995b).

La familia es cosmopolita con alrededor de 360 especies ubicadas en 14 géneros. Ocho géneros son monotípicos y el estatus de la mayoría es incierto (Dessart y Cancemi 1986). Se han estimado aproximadamente 1.000 especies. Para el Nuevo Mundo se registran 6 géneros, de los cuales *Aphanogmus* y *Ceraphron* contienen el mayor número de especies, *Ecitonetes* y *Pteroceraphron*, ambos géneros son monotípicos; *Synarsis*, presenta una especie descrita para Norteamérica y *Homaloceraphron* contiene 3 especies descritas para Nortamérica (Masner 1993; Dessart 1995b).

Importancia económica

Algunas especies de *Aphanogmus* se consideran plagas, debido a que parasitan a los Cecidomyiidae, especies depredadoras de áfidos, escamas y ácaros (Oatman 1985; Dessart 1992; Gilkeson *et al.* 1993). Las especies hiperparasitoides de *Aphanogmus* y *Ceraphron* pueden considerarse plagas, porque algunas son parasitoides primarios de insectos de importancia comercial. Por ejemplo, *Cotesia plutellae* (Braconidae) se utiliza para el control biológico de *Plutella xylostella* (Plutellidae), pero ésta especie puede verse afectada negativamente por *Aphanogmus fijiensis* (Cock 1985).

Clave para los géneros de Ceraphronidae del Nuevo Mundo

Modificada de Dessart y Cancemi 1986 y Dessart 1995b

- 1 Mesosoma comprimido (más alto que ancho); antena del macho con el flagelo más o menos serrado, con sedas largas y cortas; las sedas de mayor longitud son más largas, que el ancho del segmento antenal del cual surgen 2
- Mesosoma casi siempre más ancho que alto; antena del macho con el flagelo cilíndrico, con sedas cortas, fuertes y comprimidas, y con sensilas curvas 3
- 2(1) Mesosoma fuertemente comprimido; cabeza grande y en vista dorsal dos veces el ancho del mesosoma; cabeza en vista lateral tan larga como el mesosoma *Synarsis*
- Mesosoma moderadamente comprimido; cabeza de tamaño moderado y en vista dorsal ligeramente más ancha que el mesosoma; cabeza en vista lateral generalmente más corta que el mesosoma *Aphanogmus*
- 3(1) Mesoscudo, axila y escudelo fusionados, sin surcos; hembras braquípteras, machos desconocidos *Ecitonetes*
- Mesoscudo, axila y escudelo separados por surcos 4
- 4(3) Propodeo alargado, hembra braquíptera; mesosoma en vista dorsal se ensancha en la región posterior *Homaloceraphron*
- Propodeo no alargado; hembra completamente alada o braquíptera 5
- 5(4) Hembra (macho desconocido): ala anterior marrón brillante e iridiscente y ápice del ala anguloso, con sedas marginales largas *Pteroceraphron*
- Ambos sexos: ala anterior sin coloración marrón brillante y ápice del ala redondeado, usualmente con sedas marginales cortas, o con alas reducidas *Ceraphron*

CAPÍTULO 89

Familia Megaspilidae

L. Masner

Diagnosis

Cuerpo usualmente de 2-3 mm de longitud (excepcionalmente por arriba de los 4 mm). Negros, marrón o amarillos, nunca metálicos (aunque en algunos *Dendrocerus* presentan ligeros reflejos metálicos verdes o violetas). Antena en ambos sexos, con 11 segmentos, en la hembra algunas veces clavada y en algunos machos filiforme, serriforme o ramificada. Mesoscuto por lo general con notaulo en la parte anterior, casi siempre con un surco medio longitudinal. Algunas especies son macrópteras, braquípteras o ápteras; ala anterior con venas submarginal, marginal y estigmal (radial), ésta última larga, curva, y con estigma grande (excepto en machos de Lagynodinae). Tibia anterior con dos espolones apicales, el más largo bifurcado en el ápice; tibia media y posterior, cada una con 2 espolones. El extremo anterior del tergo metasomal más grande, se estrecha hasta acabar en un «cuello» corto (el verdadero tergo 2 = al aparente tergo 1). Órgano

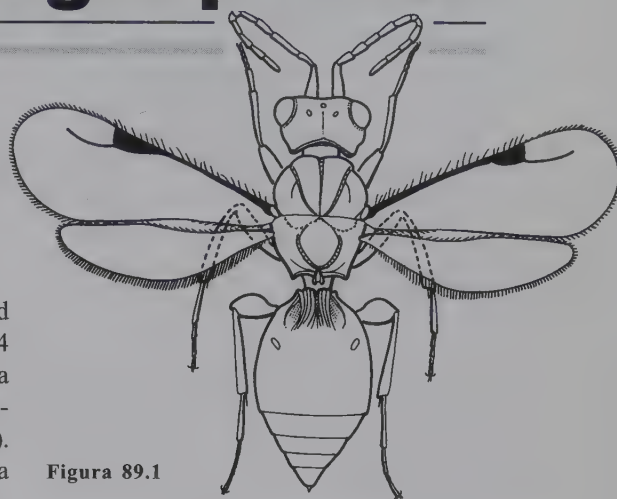


Figura 89.1

de Waterston ausente (Masner 1993; Dessart 1995a). Figura 89.1.

Las formas braquípteras se separan de otros microhimenópteros braquípteros por el número de segmentos antenales y por la forma del tergo más grande del metasoma. Pueden distinguirse de los Ceraphronidae braquípteros por tener el mesonoto muy reducido o por la presencia de notaulo. Los machos de Lagynodinae carecen de pterostigma y por ello son muy similares a los Ceraphronidae, pero se diferencian por la forma del segmento metasomal más grande, el cual es estrecho en la región anterior (Dessart 1995a).

Taxonomía

Dessart y Cancemi (1986) ofrecen claves para el reconocimiento de los géneros a escala mundial. Dessart (1995a) ofrece clave para los géneros de Megaspilidae presentes en Centroamérica.

Biología y distribución

Poco se conoce acerca de los hábitat y hospederos de la familia, pero algunos miembros son parasitoides primarios de

Coccoidea (Homoptera), Neuroptera, y de pupas de varios Diptera, o algunas especies de *Dendrocerus* se desarrollan como hiperparasitoides de Aphididae (Hemiptera) (Haviland 1920; Bennett y Sullivan 1978; Matejko y Sullivan 1984) a través de Aphidiinae (Braconidae) (Masner 1993).

Aunque la mayoría de los Megaspilidae son ectoparasitoides de hospederos ocultos en el capullo o en la crisálida (Haviland 1920; Withycombe 1924; Kamal 1939; Viggiani 1967), una especie de *Conostigmus* de la zona templada del norte de América, ha sido criada de Boreidae (Mecoptera), mostrando una tendencia al endoparasitismo. El parasitoide comienza el desarrollo alimentándose endófagamente en la larva del Boreidae, pero completa su desarrollo como ecto-

parasitoide (Cooper y Dessart 1975). Además, se ha observado en algunos Megaspilidae ectoparasitoides un desarrollo cenobionte incipiente. Por ejemplo, el veneno de *Dendrocerus carpenteri* no paraliza inmediatamente al hospedero, éste continúa su desarrollo y permanece de un color amarillo brillante por más de 4 a 6 semanas antes de que sea consumido por el parasitoide (Bocchino y Sullivan 1981).

Son muy pocos los registros de Megaspilidae como parasitoides gregarios, pero, *Conostigmus triangularis* y *Dendrocerus rodhaini* son ectoparasitoides gregarios en pupas de Syrphidae dentro del capullo (Kamal 1939) y aunque la mayoría de las especies de *Dendrocerus* son generalmente parasitoides solitarios, ocasionalmente dos individuos pequeños pueden emerger de un hospedero (Bennett y Sullivan 1978). *Trichosteresis glabra* y *Conostigmus* son parasitoides de capullos de Syrphidae. Algunas especies de *Conostigmus* y *Lagynodes* son mirmecófilas y posiblemente atacan a dípteros asociados a nidos de hormigas. Especies de *Megaspilus*, *Conostigmus* y *Dendrocerus* han sido halladas en asocio con xilófagos Scolytidae o Cossidae, aunque en el último caso se demostró que son parasitoides de larvas saprofíticas de Díptera (Odiniidae). Sin embargo, otras especies de *Conostigmus* son parasitoides de Mecoptera (Cooper y Dessart 1975; Dessart 1995a).

Hay gran diversidad en el rango de hospederos utilizados por *Dendrocerus*; al parecer, éstos se centran en depredadores y parasitoides de Homoptera Sternorrhyncha (áfidos, insectos escama y ocasionalmente Psyllidae); además parasitan Hymenoptera Braconidae (Aphidiinae), rara vez Chalcidoidea (Aphelinidae, Encyrtidae, Pteromalidae y Figitidae), Díptera (Syrphidae y Chamaemyiidae), Neuroptera (Chrysopidae y Coniopterygidae) y Coleoptera (Coccinellidae) (Dessart 1972, 1973; Takada 1973; Fergusson 1980).

Algunas especies atacan a otros Díptera Cyclorrhapha y a capullos de Chloropidae y Tachinidae (Fergusson 1980; Dessart 1987, 1990). Algunos parasitoides primarios, como *Dendrocerus carpenteri* son pseudohiperparasitoides, debido a que éstos solamente ovipositan en la larva o pupa del parasitoide primario después de que hayan consumido completamente al áfido. Mientras que la mayoría de *Dendrocerus* que atacan a Hymenoptera se desarrollan como parasitoides secundarios, terciarios facultativos, y se ha observado hasta parasitismo cuaternario (Haviland 1920).

La mayoría de los Megaspilidae, al parecer, pasan por 4 instares larvales. Los primeros tres, son himenopteriformes y el instar final es muy similar a la mayoría de especies de *Conostigmus* (aunque la cabeza es más larga), pero en muy pocas especies de *Dendrocerus* la cabeza es más pequeña y presenta un cornus anal corto (Cooper y Dessart 1975). Bennet y Sullivan (1978) sugieren que el cornus permite a la larva madura sacudirse y así, hasta cierto punto, evita ser superparasitada.

Los Megaspilidae son un grupo cosmopolita que comprende aproximadamente 450 especies descritas para el mundo, incluidas en 9 géneros y clasificados en dos subfamilias: Lagynodinae y Megaspilinae. La fauna mundial se estima en unas 1.000 especies.

Lagynodinae contiene 4 géneros: *Archisynarsis* y *Typhlo-lagynodes* (monotípicos) restringidos al viejo mundo, *Holophleps* (monotípico) en Norteamérica y Europa y *Lagynodes* cosmopolita.

La subfamilia Megaspilinae es la más grande, con 5 géneros: *Conostigmus* y *Dendrocerus* cosmopolitas y con muchas especies, *Trichosteresis* monotípica y cosmopolita y los géneros pobremente definidos *Megaspilus* y *Platyceraphron*, de Norteamérica y Europa (Dessart y Cancemi 1986; Dessart 1995a).

Clave a géneros de Megaspilidae del Nuevo Mundo

Modificada de Dessart y Cancemi 1986 y Dessart 1995a

- 1 Macho algunas veces braquíptero; si es completamente alado, el ala carece de pterostigma; hembra braquíptera con mesoscudo muy reducido y pronoto con 3 carenas longitudinales (Lagynodinae) 2
- Formas aladas con pterostigma conspicuo; si la hembra es braquíptera y el mesonoto está ligeramente reducido, entonces presenta la base anterior del tergo generalmente con más de 3 carenas longitudinales; si es braquíptera con el mesonoto desarrollado normalmente y el mesoscudo con 3 surcos longitudinales y el surco medio a veces no definido (Megaspilinae) 3
- 2(1) Ala anterior en el macho, con vena marginal y sin vena radial, mesoscudo normalmente desarrollado, pronoto con una carena longitudinal; hembras desconocidas *Holophleps*
- Braquípteros, con el mesoscudo reducido y con un surco medio, pronoto muy ancho y con notaulos esbozados en la región dorsal anterior *Lagynodes*
- 3(1) Mesosoma deprimido, más ancho que alto; ambos sexos completamente alados *Platyceraphron*
- Mesosoma ligeramente deprimido, más alto que ancho; alados o braquípteros 4
- 4(3) Triángulo ocelar isósceles con la base estrecha, o equilateralmente triangular (antena cilíndrica en el macho, nunca serrada en perfil) *Conostigmus*

- Triángulo ocelar isósceles con la base amplia 5
- 5(4) Propodeo con un espolón medio, dorsalmente surcado y en el ápice emarginado; mesopleura con esterneaulo (especímenes grandes con la cabeza faveolada; surcos orbital y periescutelar prominentes; antena del macho subfiliforme, antena de la hembra delgada) **Megaspilus**
- Propodeo con el espolón medio ausente, o si está presente, es diferente a la opción anterior; esterneaulo ausente ... 6
- 6(5) Ala anterior hialina, sin sedas marginales y con sedas disciales reducidas; vena estigmal más corta que el pterostigma; antena del macho no serrada **Trichosteresis**
- Ala anterior usualmente con sedas marginales y con sedas disciales; vena estigmal usualmente más larga que el pterostigma; antena del macho usualmente serrada, algunas veces subcilíndrica o ramosa **Dendrocerus**

Literatura citada capítulos 87-89

- Alekseev, V. N. 1987. Superfamily Ceraphronoidea (Ceraphronids), pp 1213-1257, en: Medvedev, G. S. (ed.). *Keys to the insects of the European part of the USSR*. Vol. 3. Part 2. Amerind, New Delhi, India.
- Bakke, A. 1955. Insects reared from spruce cones in Northern Norway 1951. *Norsk Entomologisk Tidsskrift* 9:152-212.
- Bennett, A. W. y D. J. Sullivan. 1978. Defensive behavior against tertiary parasitism by the larva of *Dendrocerus carpenteri* and aphid hyperparasitoid. *Journal of the New York Entomological Society* 86:153-160.
- Bocchino, F. J. y D. J. Sullivan. 1981. Effects of venoms from two aphid hyperparasitoids. *Asaphes lucens* and *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Pteromalidae and Megaspilidae), on larvae of *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *The Canadian Entomologist* 113:887-889.
- Cock, M. J. W. (ed.). 1985. *A review of biological control of pests in the commonwealth Caribbean and Bermuda up to 1982*. Technical Communication 9. Commonwealth Institute of Biological Control, Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough.
- Cooper, K. W. y P. Dessart. 1975. Adult, larva and biology of *Conostigmus quadratogenalis* Dessart and Cooper, sp. n., (Hymenoptera, Ceraphronoidea), parasite of *Boreus* (Mecoptera) in California. *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* 111:37-53.
- Dessart, P. 1972. Révision des espèces européennes du genre *Dendrocerus* Ratzeburg, 1852 (Hymenoptera: Ceraphronoidea). *Mémoires de la Société Royale Belge d'Entomologie, Belgique* 32:1-310.
- Dessart, P. 1973. *Dendrocerus propodealis* sp. n. (Hym. Ceraphronoidea) parasite de *Chrysopa madestes* Banks (Neur. Chrysopidae) en Inde. *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie, Belgique* 109:269-276.
- Dessart, P. 1987. *Dendrocerus pallobrates* sp. n., d'Amérique du Sud (Hymenoptera: Ceraphronoidea: Megaspilidae). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* 123:137-140.
- Dessart, P. 1988. *Aphanogmus goniozi* sp. n. hyperparasite d'un Béthylidé au Sri Lanka (Hymenoptera: Ceraphronoidea: Ceraphronidae). *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* 124:99-104.
- Dessart, P. 1990. *Dendrocerus chloropidarum* n.sp., nouvelle espèce européenne à notauleces incomplètes (Hymenoptera: Ceraphronoidea: Megaspilidae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie* 60:69-70.
- Dessart, P. 1992. L'organe de Waterston des Ceraphronidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea). *Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie Belgique* 128:203-212.
- Dessart, P. 1995a. Megaspilidae, pp. 203-208, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Dessart, P. 1995b. Ceraphronidae, pp 199-202, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Dessart, P. y A. Bournier. 1971. *Thrips tabaci* Lindman (Thysanoptera) hôte inattendu d'*Aphanogmus fumipennis* (Thomson) (Hym. Ceraphronidae). *Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique* 107:116-118.
- Dessart, P. y P. Cancemi. 1986. Tableau dichotomique des genres de Ceraphronoidea (Hymenoptera) avec commentaires et nouvelles espèces. *Frustula Entomologica (N. S.)* 7-8 (20-21):307-372.
- Fergusson, N. D. M. 1980. A revision of the British species of *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera: Ceraphronoidea) with a review of their biology as aphid hyperparasites. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)* 42:255-314.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press and British Museum (Natural History), Oxford.
- Gauld, I. D. y P. E. Hanson. 1995. The evaniomorph parasitoid families, pp. 185-208, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-1443.
- Gilkeson, L. A., J. P. McLean y P. Dessart. 1993. *Aphanogmus fulmeki* Ashmead (Hymenoptera: Ceraphronidae), a parasitoid of *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae). *The Canadian Entomologist* 125:161-162.
- Haviland, M. D. 1920. On the bionomics and development of

- Lygocerus testaceimanus*, Kieffer, and *Lygocerus cameroni*, Kieffer (Proctotrupoidea-Ceraphronidae), parasites of *Aphidius* (Braconidae). *Quarterly Journal of Microscopical Science* 65:101-127.
- Kamal, M. 1939. Biological studies on some hymenopterous parasites of aphidophagous Syrphidae. *Technical Science Bulletin, Ministry of Agriculture, Egypt* 207:1-111.
- Königsmann, E. 1978. Das Phylogenetische system der Hymenoptera. Teil 3: «Terebrantes» (Unterordnung Apocrita). *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.)* 25:1-55.
- Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). 1979. *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. 3 vols. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Masner, L. 1993. Superfamily Ceraphronoidea, pp. 566-568, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1984/E, Ottawa.
- Masner, L. y P. Dessart. 1967. La reclassification des catégories taxonomiques supérieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). *Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 43/22:1-33.
- Matejko, I. y D. J. Sullivan. 1984. Interspecific tertiary parasitoidism between two aphid hyperparasitoids: *Dendrocerus carpenteri* and *Alloxysta megourae* (Hymenoptera: Megaspilidae and Cynipidae). *Journal of the Washington Academy of Science* 74:31-38.
- Oatman, E. R. 1985. *Aphanogmus floridanus*, a primary parasite of *Feltiella acarivora*, a predator of spider mites on strawberry (Hymenoptera: Ceraphronidae: Diptera: Cecidomyiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 87:714-716.
- Parnell, J. R. 1963. Three gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) and their parasites found in the pods of broom (*Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 115:261-275.
- Swezey, O. H. 1908. On peculiar deviations from uniformity of habitat among chalcids and proctotrupids. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 2:18-22.
- Takada, H. 1973. Studies on aphid hyperparasites of Japan. I. Aphid hyperparasites of the genus *Dendrocerus* Ratzeburg occurring in Japan (Hymenoptera: Ceraphronidae). *Insecta Matsumurana (N. S.)* 2:1-37.
- Viggiani, G. 1967. Ricerche sugli Hymenoptera Chalcidoidea XIII. Sugli entomoparassiti della *Semidalis aleurodiformis* Steph. (Neur. Coniopterygidae), con descrizione di un nuovo genere di Encyrtidae (Prima nota). *Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria «Filippo silvestri» Portici* 25:163-175.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-673.
- Withycombe, C. L. 1924. Note on the economic value of the Neuroptera, with special reference to the Coniopterygidae. *Annals of applied Biology* 11:112-125.

CAPÍTULO 90

Superfamilia Evanioidea

W. Mason

Los miembros de esta superfamilia se dividen en dos grupos: por un lado Aulacidae y Gasteruptiidae, tan similares que frecuentemente son ubicadas en una sola familia (Townes 1950), y por otro lado Evaniidae, tan distinta que en algunos trabajos es ubicada dentro de una superfamilia diferente (Townes 1949). Diversos estudios tienden a confirmar que Evanioidea es un taxón monofilético (por ejemplo Deans y Whitfield 2003).

Las tres familias se agrupan principalmente

por la unión del metasoma en la parte alta del propodeo, aunque el registro fósil sugiere que existieron individuos con un estado intermedio de esta característica. Aulacidae y Gasteruptiidae presentan varios atributos que no se encuentran en Evaniidae: (1) Tergos metasomales 1 y 2 (excepto esternos) fusionados, con engrosamiento paulatino; (2) propleura extendida mas allá del pronoto formando una extensión como un cuello, curvado dorsalmente y (3) antenas con 11 segmentos en machos y 12 en la hembra.

Clave para las familias de Evanioidea

- 1 Primer segmento del metasoma forma un pecíolo, los demás segmentos en forma de disco (Figura 90.1A); ala posterior con lóbulo jugal (Figura 90.1C); vaina del ovipositor muy corta (Figura 90.1A) **Evaniidae**
- Primer segmento del metasoma usualmente cónico, los demás segmentos alargados (Figura 90.1B); ala posterior sin lóbulo jugal (Figura 90.1D); vaina del ovipositor moderadamente larga a muy larga (Figura 90.1B)..... **2**
- 2 Primer segmento del metasoma con su margen anterior casi tocando el metanoto (Figura 90.2A); metatibia se agranda gradualmente hacia el ápice (Figura 90.2A) **Gasteruptiidae**
- Primer segmento del metasoma con su margen anterior separado del metanoto (Figura 90.2B); metatibia, cuando mucho, ligeramente ensanchada hacia el ápice (Figura 90.2B) **Aulacidae**

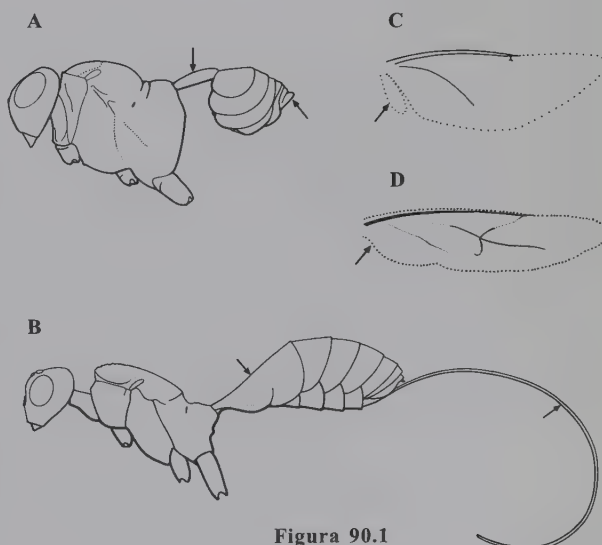


Figura 90.1



Figura 90.2

Literatura citada

Deans, A. R. y J. B. Whitfield. 2003. Systematics of an enigmatic wasp family: Evaniidae (Hymenoptera). Abstracts from the XIII International Entomophagous Insects Workshop. *Journal of Insect Science* 3:1-33.

Townes, H. K. 1949. The Nearctic species of Evaniidae

(Hymenoptera). *Proceedings of the United States National Museum* 106:295-304.

Townes, H. K. 1950. The Nearctic species of Gasteruptiidae (Hymenoptera). *Proceedings of the United States National Museum* 100:85-145.

CAPÍTULO 91

Familia Evaniidae

A. R. Deans

Diagnosis

Metasoma pequeño, unido dorsalmente al mesosoma con un peciolo delgado y tubular (P) (Figuras 91.1, 91.11, 91.12); espiráculos metasomales (E) presentes únicamente en el séptimo segmento (Figura 91.11). Ala anterior con venación altamente variable (Figuras 91.15-91.19) pero siempre con una venación distal reducida y un lóbulo jugal pequeño y separado. El ala posterior (Figura 91.16) con sólo la vena C presente en todas las especies y M+Cu en algunas especies. El ala anterior tiene un lóbulo jugal profundamente separado (excepto en o ausente en algunos *Evaniella* spp. < 2.5mm). Antenas invariablemente de 13 segmentos en la mayoría

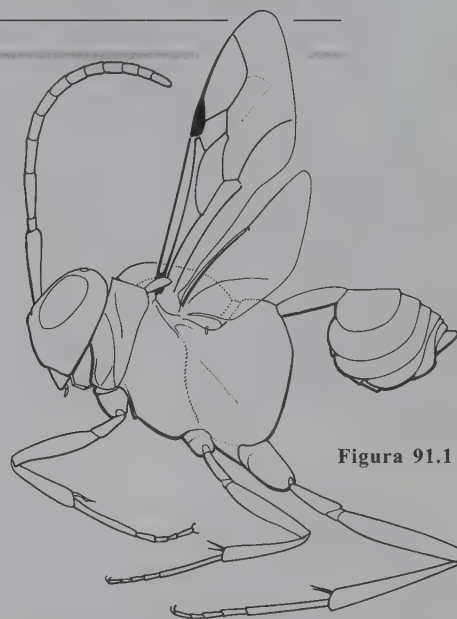


Figura 91.1

de géneros (Figura 91.3) y 10 segmentos solo en *Decevania* spp. (Figura 91.2). Cabeza pegada al mesosoma. Cutícula ampliamente esclerotizada.

Comentarios

Las avispas bandera (Hymenoptera: Evaniidae) son vistosas, fáciles de reconocer y frecuentemente colectadas; a pesar de esto, aún son ignoradas por sistemáticos y ecólogos de Hymenoptera. Varios aspectos de la biología de las avispas bandera las hacen un grupo de insectos intrigante para investigaciones futuras. Evaniidae es un grupo con muchas especies y sus miembros son fácilmente colectados con trampas Malaise y bandejas amarillas. Por tanto, tienen un uso potencial en la exploración de la biodiversidad tropical y asuntos de conservación. Los Evaniidae aparecen formando complejos miméticos multifacéticos, en particular en Sudamérica, con especies lejanamente relacionadas que poseen los mismos patrones de colores aposemáticos y/o las combinaciones de colores disruptivos de negro, marrón, naranja y rojo. Ninguna investigación publicada ha explorado este interesante fenómeno y los mecanismos que lo explican.

Las larvas de los Evaniidae se desarrollan como depredadores de huevos solitarios dentro de las ootecas de cucarachas (Roth y Willis 1960; Cameron 1957). Estas historias de vida plantean interesantes preguntas evolutivas que conciernen a las relaciones ecológicas entre las cucarachas y los evánidos, en particular con respecto al comportamiento de oviposición de las cucarachas (Deans y Roth 2003). Los Evaniidae son también agentes potenciales para el control no químico de varias especies nocivas de cucarachas (Thoms y Robinson 1987; Edmunds 1953).

Filogenia

Bradley (1908) discutió las relaciones genéricas potenciales en la familia y la divide en dos tribus, con base en la morfología del metasoma. Sin embargo, las relaciones entre los géneros o especies nunca han sido exploradas usando méto-

dos cladísticos. A principios de 1900 Evaniidae permanecía como un taxón «basurero» (Bradley 1908) para avispa con configuraciones morfológicas inusuales y la familia ha sido asociada en linajes tan diversos como Aulacidae, Gasteruptiidae, Ichneumonoidea, Stephanidae, Monomachidae, Cenocoeliinae (Braconidae), Pelecinidae, Trigonalidae, Megalyridae y Roproniidae (Kieffer 1912; Bradley 1908). Desde 1939 Evaniidae ha sido incluida en Evanioidea (Evaniidae + Gasteruptiidae + Aulacidae), clado definido por dos posibles sinapomorfias: la altura de la articulación dorsal del metasoma al mesosoma y la pérdida de todos los espiráculos metasomales funcionales excepto en el séptimo segmento. Sistemáticos han descubierto evidencias morfológicas (Naumann 1991; Whitfield *et al.* 1989; Gauld y Bolton 1988; Gibson 1985; Carlson 1979; Crosskey 1951), biológicas (Whitfield 1998; Gauld y Bolton 1988; Crosskey 1951; Bradley 1908) y moleculares (Dowton y Austin 2001; Dowton *et al.* 1997) evidenciando la monofilia de Evanioidea, pero ningún cambio formal se ha hecho a nivel taxonómico alto desde Hedicke (1939).

Taxonomía

Existen 20 géneros (8 en el Nuevo Mundo) y aproximadamente 450 especies descritas; hay un estimado de 1.000 especies sin describir. La mayor parte de las especies neotropicales fueron descritas al final de los años 1800 y principios de 1900 por Kieffer, Cameron, Szepligeti, Bradley, Frison y Schletterer.

La mayoría de publicaciones de Evaniidae (desde 1900 al presente) lamentan la condición taxonómica de estas avispa. Frison (1922) dividió los problemas taxonómicos del grupo en varias categorías que todavía se aplican hoy. Primero, prácticamente todas las especies han sido descritas a partir de uno o dos especímenes, lo que no permite una evaluación de las variaciones intraespecíficas. Los patrones de coloración pueden variar dentro de una especie particular y algunos morfos de color pueden describirse incorrectamente como especies distintas. Segundo, los Evaniidae presentan dimorfismo sexual (usualmente en la morfología de las antenas, la coloración de cuerpo y/o la morfología del metasoma) que dificulta su asociación. Algunas especies descritas nominalmente en realidad representan el sexo opuesto de otra especie. Tercero, la mayor parte de los holotipos son difíciles de encontrar. Kieffer, quien trabajó cerca de Estrasburgo (Francia) a principios de 1900, describió la mayor parte de especies de Evaniidae, pero raramente designaba holotipos o mencionaba sus depositarios. Se suma a este problema el hecho de que casi todas las descripciones originales son vagas y pueden aplicarse a múltiples especies cercanas. Frison (1922) también anotó que el número y los límites de los géneros de Evaniidae no están claros y su clarificación es difícil.

Dos claves recientes, una para los géneros de Evaniidae de Costa Rica (Huben 1995) y otra para los géneros de Evaniidae del mundo (Deans y Huben 2003), facilitan claramente la determinación genérica de especímenes. Desafortunadamente, es casi imposible identificar especímenes hasta especie y todos los géneros de Evaniidae podrían verse beneficiado por revisiones a este nivel. Kieffer (1912) incluye la única clave para las especies del mundo, pero obviamente es anticuada; no todas las especies descritas están incluidas y los géneros asignados para la mayoría de las especies han cambiado.

Otros trabajos taxonómicos significativos que incluyen las especies neotropicales se deben a: Frison (1922), Bradley (1908) y Szepligeti (1903). Trabajos de revisión para algunos taxa de Evaniidae (excepto posiblemente *Evaniscus* y *Decevania*) pueden requerir amplias visitas a colecciones entomológicas, especialmente en museos europeos.

Biología

Los pocos registros publicados sugieren que las larvas de Evaniidae se desarrollan exclusivamente como depredadores de huevos dentro de ootecas de cucarachas (Blattodea) (Roth y Willis 1960; Cameron 1957). Las hembras adultas buscan hojarasca, hierba, epifitas, árboles caídos y suelo arenoso donde habitan sus potenciales víctimas. La mayoría de publicaciones definen que el tamaño de la ooteca es más importante que la especie que lo deposita en la decisión de la hembra para ovipositar (Deyrup y Atkinson 1993).

Una vez ubica la ooteca, la avispa gasta considerable tiempo tanteando con las antenas la ooteca y orientándose sobre ella en una posición particular. El ritual de preoviposición puede incluir el desenterramiento de una ooteca oculta que después de la oviposición volverá a ser enterrada (Yeh 1995; Brown 1973). Los Evaniidae prefieren ovipositar en ootecas frescas o recién depositadas y a menudo muestran gran interés en cucarachas cargando ootecas en desarrollo; algunas especies ovipositan en ootecas solo mientras están siendo cargadas por la cucaracha hembra (Bhoopathy y Ananthasubramanian 1995; Roth 1985).

La oviposición es un proceso relativamente largo (15-300 minutos; ver Deans y Roth 2003) debido a la dureza de la ooteca y posiblemente al esfuerzo requerido para pasar un huevo relativamente grande por el delgado ovipositor (Edmunds 1954). Una hembra pondrá un solo huevo dentro de la ooteca, ya sea dentro de un huevo de cucaracha (Brown 1973) o entre los huevos de la misma (Edmunds 1954). La edad de la ooteca no afecta el tiempo de desarrollo a menos que los huevos dentro de ella se hayan desarrollado más allá de un cierto período crítico (30 días de acuerdo con Yeh y Mu 1994). La «parasitación» por Evaniidae a menudo

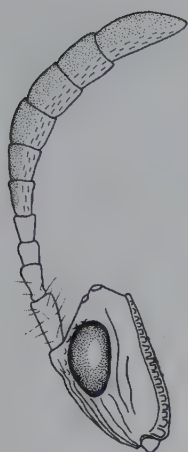


Figura 91.2

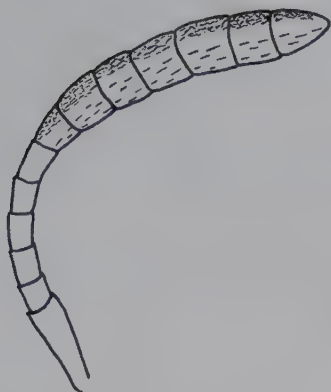


Figura 91.3



Figura 91.4

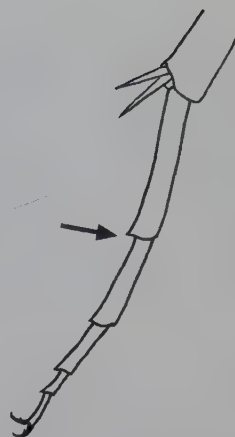


Figura 91.5

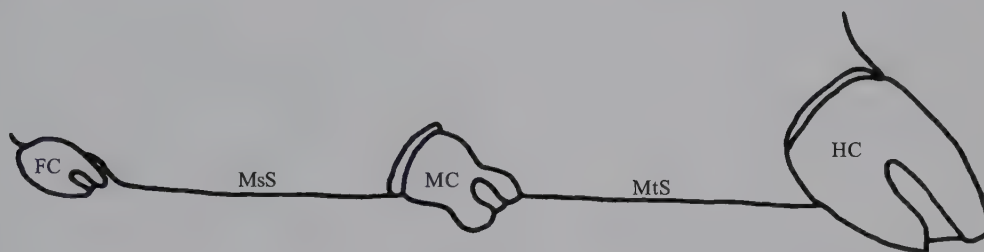


Figura 91.6

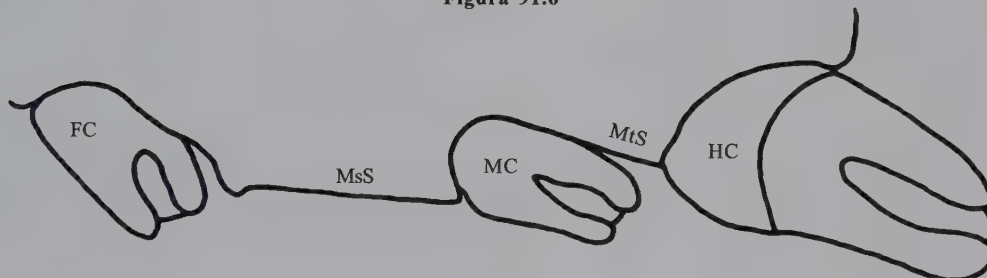


Figura 91.7

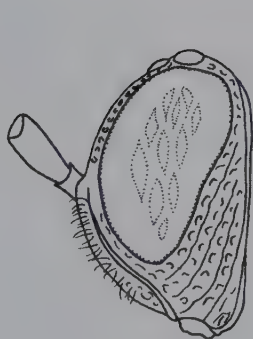


Figura 91.8

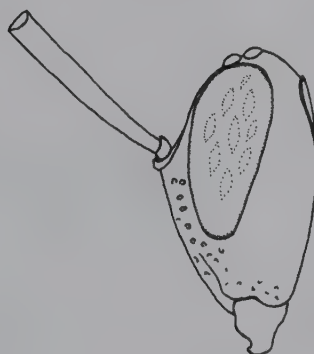


Figura 91.9

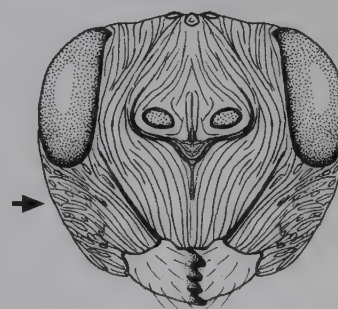


Figura 91.10

Figuras 91.2-91.10 Caracteres diagnósticos de los géneros de Evaniidae: **91.2** *Decevania* sp., cabeza con 10 segmentos antenales; **91.3**, 13 segmentos antenales; **91.4** *Decevania* sp. tarsómeros de las patas traseras; **91.5** *Evaniella* sp. tarsómeros de las patas; **91.6** *Evaniscus* sp. mesosoma ventral; **91.7** *Evaniella* sp. mesosoma ventral; **91.8** *Evaniscus* sp. cabeza; **91.9** *Evania* sp. cabeza; **91.10** *Prosevania fuscipes* cabeza. MsS = mesosterno; MtS = metasterno.

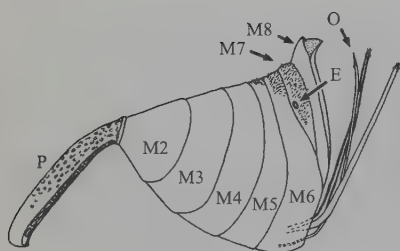


Figura 91.11

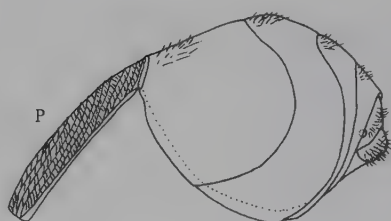
**Figura 91.12**

Figura 91.13



Figura 91.14

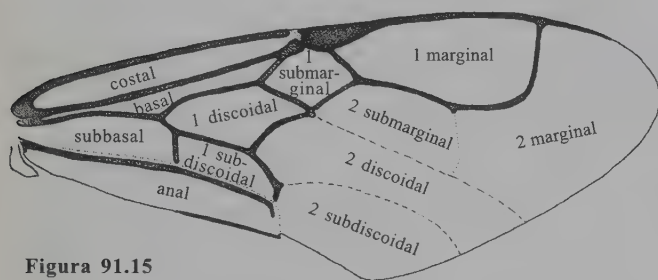
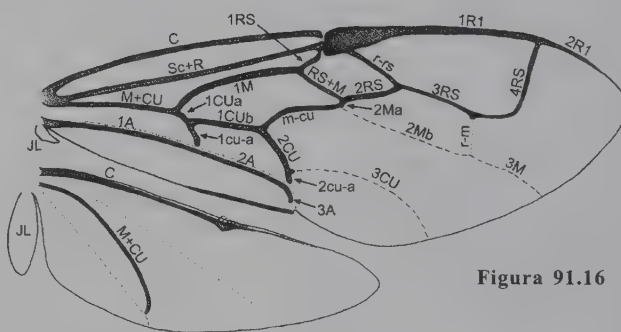
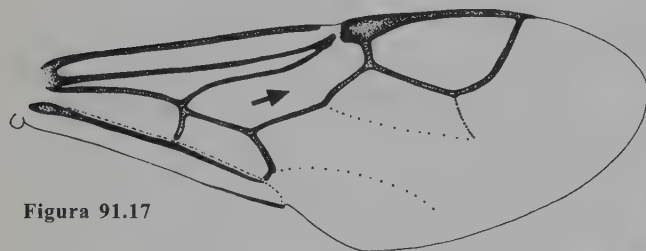
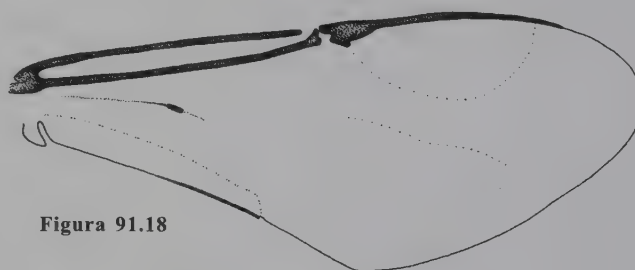
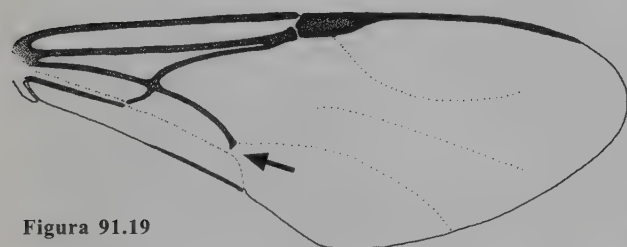
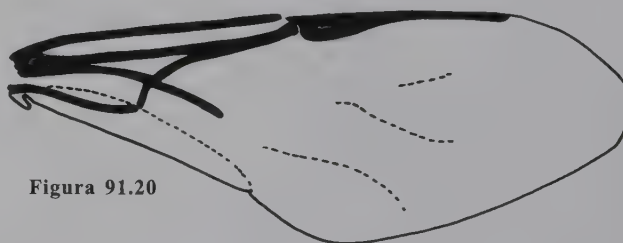
**Figura 91.15**

Figura 91.16

**Figura 91.17****Figura 91.18****Figura 91.19****Figura 91.20**

Figuras 91.11-91.20: 91.11-91.14 Caracteres diagnósticos de los géneros de Evaniidae: 91.11 *Evania* sp. metasoma; 91.12 *Evaniscus* sp. metasoma; 91.13 *Rothevania valdivianus* uña tarsal; 91.14 *Semaomyia* sp. uña tarsal. 91.15-91.16 Alas de Evaniidae: 91.15 *Evaniella* sp., ala anterior marcada con la terminología de las celdas; 91.16 *Evania* sp., ala marcada con la terminología de las venas. Abreviaturas de Sharkey y Wharton (1997). 91.17-91.20 Alas anteriores de Evaniidae: 91.17 *Evaniscus* sp.; 91.18 *Hyptia* sp.; 91.19 *Semaomyia* sp.; 91.20 *Rothevania* sp. M2-M8 = segmentos metasomales 2-8; O =ovipositor; VO = vaina del ovipositor; DA = diente apical; DS = diente subapical; LJ=lóbulo jugal.

puede determinarse acercando la ooteca a una fuente luminosa y observando a la larva que se desarrolla dentro (Edmunds 1954).

Distribución

Las avispas Evaniidae pueden ser colectadas en todo el mundo y son particularmente abundantes en especies en

los trópicos. Los géneros neotropicales se restringen a Norteamérica y Sudamérica, excepto *Evania*, que se distribuye por todo el mundo. Algunos *Hyptia* y *Evaniella* se encuentran distribuidos en la parte templada de Norteamérica, y *Rothevania* se encuentra exclusivamente en la parte templada de Sudamérica (Chile y Argentina). Sin embargo, la mayoría de las especies y de los géneros son de hábitat tropicales. Aunque la mayoría de *Decevania* son tropicales, algunas especies habitan en grandes elevaciones de los Andes (hasta 5.000 m).

Clave para géneros de Evaniidae

Aunque la venación alar varía enormemente dentro de la familia, proporciona las características más útiles para la definición de los géneros. Desafortunadamente, la venación alar de estas avispas es propensa a aberraciones (usualmente pérdida de venas o existencia de venas adicionales; ver Mani y Muzaffer 1943) que pueden conducir a una diagnosis inadecuada. También es útil la forma o escultura de la cabeza, la morfología de la uña tarsal, la forma del metasoma y la morfología de la genitalia de la hembra. Las venas del ala interrumpidas por un pliegue (pliegue claval, por ejemplo) se consideran venas completas.

Las claves propuestas aquí incluyen ambos sexos, pero algunas opciones contienen información adicional respecto a caracteres específicos de la hembra. La terminología morfológica usada en las descripciones y las claves ofrecidas a continuación, han sido tomadas de Huber y Sharkey (1993), mientras que la terminología de la venación alar (Figuras 91.15-91.16) ha sido adaptada de Sharkey y Wharton (1997).

- 1 Antena con 10 segmentos (Figura 91.2); tarsómeros posteriores (al menos) con amplias proyecciones apicales (Figura 91.4); la longitud de la cabeza hasta la parte posterior del mesosoma es < 3mm *Decevania* Huben
- Antena con 13 segmentos (Figura 91.3); tarsómeros posteriores sin proyecciones posteriores (Figura 91.5); longitud de la cabeza al borde posterior del mesosoma es variable 2
- 2 Ala anterior con 6-7 celdas cerradas por venas tubulares 3
- Alas con 1-3 celdas cerradas por venas tubulares (Figuras 91.18-91.20) 6
- 3 Gena y cara con estriaciones toscas (Figura 91.10); áreas urbanas *Prosevania fuscipes* (Illiger)
- Gena y cara de lisa a foveada (Figuras 91.8-91.9), nunca estriada; colectado en áreas urbanas o naturales 4
- 4 Distancia entre coxa media (MC) y posterior (HC) menor que 0.7 veces la distancia entre la coxa anterior (FC) y media (MC) (Figura 91.7); coxa media usualmente en contacto con la coxa posterior cuando está proyectada posteriormente; mesosterno (MsS) más bajo que el metasterno (MtS) en vista lateral (Figura 91.7)..... *Evaniella* Bradley
- Distancia entre coxa media (MC) y posterior (HC) casi igual a la distancia entre la coxa anterior (FC) y media (MC) (Figura 91.6); coxa media nunca se toca con la coxa posterior cuando está proyectada posteriormente; mesosterno (MsS) y metasterno (MtS) en el mismo plano en vista lateral (Figura 91.6) 5
- 5 Ala anterior sin la vena RS+M, fusión de la primera celda submarginal y la primera subdiscal (Figura 91.17); cabeza semiesférica en vista lateral (Figura 91.8); antenas ubicadas en la mitad de la cabeza; ovipositor corto, completamente oculto dentro del metasoma; metasoma de la hembra en vista lateral de forma circular u ovoide (Figura 91.12) *Evaniscus* Szepligeti
- Ala anterior con la vena RS+M presente, primera celda submarginal y primera subdiscal separadas (Figura 91.16); cabeza en vista lateral ligeramente comprimida (Figura 91.9); antenas ubicadas sobre tercio superior de cabeza; ovipositor largo, usualmente visible; metasoma de la hembra en vista lateral de forma triangular con el octavo segmento (M8) expandido dorsalmente (Figura 91.11) *Evania* Fabricius
- 6 Ala anterior con una celda completa (Figura 91.18); notaulos ausentes en la mayoría de especímenes..... *Hyptia* Illiger
- Ala anterior con tres celdas (Figuras 91.19-91.20); notaulos presentes 7
- 7 Ala anterior con las venas 1CU+2CU terminando antes del pliegue claval (Figura 91.20); uña tarsal con diente api-

cal (DA) más prominente que el diente subapical (DS) (Figura 91.13); Argentina y Chile *Rothevania* Huben
- Ala anterior con las venas 1CU+2CU que alcanzan el

pliegue claval (Figura 91.19); uña tarsal con el diente subapical (DS) más prominente que el diente apical (DA) (Figura 91.14); neotropicales *Semaeomyia* Bradley

Diagnosis de los géneros

Decevania Huben

Descrito recientemente (Deans y Huben 2003); con 2 especies descritas y al menos 20 especies sin describir. Incluye la única especie áptera conocida; la mayoría de especies se coleccionan comúnmente en lugares altos. Los hospederos de *Decevania* se desconocen del todo. Caracteres diagnósticos para *Decevania* incluyen: cuerpo de tamaño pequeño (< 3mm de cabeza a la parte posterior del mesosoma), antena con 10 segmentos (Figura 91.2), tamaño de ojo reducido (Figura 91.2), coloración de café a negra, venación alar reducida con una celda cerrada (Figura 91.18 pero 1Cu+2Cu presente), tarsómeros de las patas posteriores con proyecciones posteriores (Figura 91.4).

Prosevania fuscipes (Illiger)

Como *Evania appendigaster*, *P. fuscipes* es una especie del Viejo Mundo que parasita plagas de cucarachas introducidas (por ejemplo, *Blatta orientalis* (L.) y *Periplaneta americana* (L.)). Esta especie es raramente colectada fuera de ambientes urbanos. Ninguna otra especie neotropical tiene la característica de escultura facial que posee ésta especie. Edmunds (1954) trata detalladamente la historia de vida de *P. fuscipes*.

Evaniella Bradley

Este es uno de los géneros más diversos en el Neotrópico y puede representar un grupo polifilético. Generalmente es imposible determinar el número total de especies descritas porque la mayoría se asignan incorrectamente a *Evania*; la rectificación de esta situación y la construcción de una clave a especie requeriría un trabajo extenso de museo. La asociación con los hospederos se conoce solamente para una especie, *E. semaeoda*. Esta especie ha sido criada en *Ischnoptera deropeltiformis* en Florida, EEUU (Deyrup y Atkinson 1993). El género se diagnostica usando tres caracteres: la presencia de 7 (raramente 6) celdas cerradas por venas tubulares en el ala anterior; ala anterior con la vena 1RS recta (Figura 91.15) y las coxas media y posterior en contacto (Figura 91.7). El tamaño del habitus es muy variable.

Evaniscus Szepligeti

Género pequeño y raramente colectado, *Evaniscus* se parece a *Hyptia* en su habitus. Se conocen 4 especies descritas de tamaño mediano y al menos una especie sin describir. Los hospederos se desconocen. El género se reconoce fácilmente por los siguientes caracteres: venación del ala anterior sin RS+M (como resultado se forman celdas cerradas; Figura 91.17), espacios amplios entre las coxas (Figura 91.6), metasoma redondo con ovipositor oculto (Figura 91.12) por lo general sostenido verticalmente y cuerpo largo en forma de bala.

Evania Fabricius

Es el único género con distribución mundial e incluye una especie cosmopolita, *E. appendigaster* (Linnaeus). Existen al menos 2 especies descritas neotropicales, que se colectan generalmente en Centroamérica y Colombia. Para determinar el número total de especies descritas se requiere un trabajo extenso en museos, pero hay probablemente cerca de 10 especies en el Nuevo Mundo. Se conocen los hospederos para *E. appendigaster* y de pocas especies para el Viejo Mundo, pero no se conoce ninguno para las especies neotropicales. Huben (1995) predice que cucarachas grandes de los géneros *Megaloblatta* y *Nyctibora* pueden producir ootecas para ser utilizadas por algunos *Evania* neotropicales. Las especies de este género se definen por tener los siguientes caracteres: cuerpo de tamaño grande (> 4mm de la cabeza a la parte posterior del mesosoma), coloración negra, cara sin esculturas y un poco alargados (Figura 91.9), coxas ampliamente espaciadas (Figura 91.6), metasoma de la hembra con ovipositor largo (O) y el octavo segmento dorsalmente expandido (M8) (Figura 91.11).

Hyptia Illiger

Género grande que puede encontrarse en todas partes del Nuevo Mundo. Existen 50 especies descritas (y muchas por describir) sin claves sencillas para la identificación. Se conocen los hospederos para al menos 2 especies de Norteamérica, que ovipositan dentro de la ooteca de cucarachas

de madera (*Parcoblatta* sp.). Los caracteres diagnósticos para el género incluyen: venación del ala anterior reducida con una celda cerrada por venas tubulares (Figura 91.18); M+CU está variablemente reducida y las porciones de otras venas pueden estar presentes), metasoma circular pequeño con ovipositor oculto (Figura 91.12), notaulos usualmente ausentes.

Rothevania Huben

Recientemente descrito para Chile, este género incluye una especie descrita y al menos 3 especies por describir. Se desconocen los hospederos. Las especies de este género son muy parecidas a las de *Semaemyia*, pero se diferencian en los siguientes caracteres: venación del ala anterior reducida

con 3 celdas cerradas por venas tubulares (Figura 91.20), venas 2Cu+2Cu-a del ala anterior no alcanzan el pliegue claval (Figura 91.20), uña tarsal con diente apical (DA) y subapical (DS) casi de igual tamaño (Figura 91.13).

Semaemyia Bradley

Este género es rico en especies y morfológicamente diverso, con 37 especies descritas y muchas sin describir. En la revisión de este género probablemente se consideren tres o cuatro géneros más. Nada se sabe de sus hospederos. Los caracteres diagnósticos incluyen: venación del ala anterior reducida con 3 celdas cerradas por venas tubulares (Figura 91.19) y mesopleura dorsal con impresiones circulares.

Literatura citada

- Bhoopathy, S. y K. S. Ananthasubramanian. 1995. Bionomics [sic] of *Brachygaster minutus* (Olivier) parasitic on the eggs of *Blattella humberiana* Saussure and their efficiency [sic] in the control [sic] of the host species. *Bulletin of Pure and Applied Sciences, Section A - Animal Science (Zoology)* 14:35-40.
- Bradley, J. C. 1908. The Evaniidae, ensign flies, an archaic family of Hymenoptera. *Transactions of the American Entomological Society* 34:101-194.
- Brown, V. K. 1973. Biology and development of *Brachygaster minutus* Olivier (Hymenoptera: Evaniidae), a parasite of the oothecae of *Ectobius* spp. (Dictyoptera: Blattidae). *Journal of Natural History* 7:665-674.
- Cameron, E. 1957. On the parasites of the cockroach II: *Evania appendigaster* (L.). *Bulletin of Entomological Research* 48:199-209.
- Carlson, R. W. 1979. Superfamily Evanioidea, pp. 1109-1118, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd, D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico. Symphyta and Apocrita (Parasitica)*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Crosskey, R. W. 1951. The morphology, taxonomy, and biology of the British Evanioidea (Hymenoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 102(5):247-301.
- Deans, A. R. y M. Huben. 2003. Annotated key to the ensign wasps (Hymenoptera: Evaniidae) genera of the world with descriptions of three new genera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105(4):859-875.
- Deans, A. R. y L. M. Roth. 2003. *Nyctibora acaciana* (Blattellidae: Nyctiborinae), a new species of cockroach from Central America that oviposits on ant-acacias. *Transactions of the American Entomological Society* (en prensa).
- Deyrup, M. y T. H. Atkinson. 1993. Survey of evaniid wasps (Hymenoptera: Evaniidae) and their cockroach hosts (Blattodea) in a natural Florida habitat. *Florida Entomologist* 76:589-593.
- Dowton, M. y A. D. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita -evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Dowton, M., A. D. Austin, N. Dillon y E. Bartowsky. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps with particular reference to the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha. *Systematic Entomology* 22:245-255.
- Edmunds, L. R. 1953. Some notes on the Evaniidae as household pests and as a factor in the control of roaches. *Ohio Journal of Science* 53:121-122.
- Edmunds, L. R. 1954. A study of the biology and life history of *Prosevania punctata* (Brullé) with notes on additional species (Hymenoptera: Evaniidae). *Annals of the Entomological Society of America* 47:575-592.
- Frison, T. H. 1922. New Neotropical species of ensign-flies or Evaniidae (Hymenoptera). *Transactions of the American Entomological Society* 48:1-33.
- Gauld, I. D. y B. Bolton. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of the terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-1443.
- Hedicke, H. 1939. Evaniidae, p. 50, en: Hedicke, H. (ed.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 9*. Junk's Gravenhage, The Hague.
- Huben, M. 1995. Evaniidae, pp. 194-199, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Huber, J. T. y M. J. Sharkey. 1993. Structure, pp. 13-59, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture

- Canada, Publication 1894/E, Ottawa.
- Kieffer, J. J. 1912. Evaniidae. *Das Tierreich* 30: i-xix, 1-431.
- Mani, M. S. y A. Muzaffer. 1943. Studies on Indian Parasitic Hymenoptera III. Descriptions of some new and records of some known Evaniidae. *Indian Journal of Entomology* 5(1-2):1-28.
- Naumann, I. D. 1991. Hymenoptera, pp. 916-1000, en: *The Insects of Australia*. Vol. 2. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- Roth, L. M. 1985. A taxonomic revision of the genus *Blattella* Caudell (Dictyoptera, Blattaria: Blattellidae). *Entomologica Scandinavica Supplement* 22:1-221.
- Roth, L. M. y E. R. Willis. 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 141:1-470.
- Sharkey, M. J. y R. A. Wharton. 1997. Morphology and terminology, pp. 19-37, en: Wharton, R. A. y M. J. Sharkey (eds.). *Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication No. 1. International Society of Hymenopterists, Washington D. C.
- Szepligeti, V. 1903. Neue Evaniiden aus der Sammlung des ungarischen National-Museums. *Annales Musei Nationalis Hungarici* 1:364-395.
- Thoms, E. M. y W. H. Robinson. 1987. Potential of the cockroach oothecal parasite *Prosevania punctata* (Hymenoptera: Evaniidae) as a biological control agent for the Oriental cockroach (Orthoptera: Blattidae). *Environmental Entomology* 16:938-944.
- Whitfield, J. B. 1998. Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 43:129-151.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82(6):663-673.
- Yeh, Chin-Chang. 1995. Oviposition concealment behavior of *Periplaneta americana* L. and its application on oothecal trap in the laboratory. *Chinese Journal of Entomology* 15:153-161.
- Yeh, Chin-Chang y Chuan-Chen Mu. 1994. Observation of life history of *Evania appendigaster* (L.) (Hymenoptera: Evaniidae) in the Laboratory. *Chinese Journal of Entomology* 14:369-378.

CAPÍTULO 92

Familia Aulacidae*D. R. Smith***Diagnosis**

Talla y color variados, aspecto como en la Figura 92.1. Longitud de 3.0-17.0 mm (excluyendo el ovipositor). Color desde enteramente negro con marcas rojizas o amarillas, marrón rojizo a marcas amarillas con negro, a enteramente amarillento. Antena de la hembra con 14 segmentos, del macho con 13 segmentos, con flagelo moderadamente largo y delgado; inserciones antenales en la parte baja de la cabeza, cerca de pero no adyacentes al clípeo, con surcos cóncavos que se extienden ventrolateralmente al espacio malar. Cabeza oval, convexa anteriormente; mandíbulas robustas, con tres dientes, el más inferior grande, seguido de dos más pequeños y frecuentemente truncos; palpos maxilares con 6 segmentos, palpos labiales con 4 segmentos. Margen anterior del pronoto algunas veces con una o más espinas proyectadas anteriormente; propleuras alargadas, como un cuello; mesoscuto convexo, frecuentemente arqueado anteriormente, algunas veces con procesos cónicos anterolaterales, usualmente con escultura tosca y usualmente con notaulos distinguibles, y posteriormente con una sutura transversa flexible antes del surco escudelar; propodeo por lo general reticuladamente esculturado, metasoma elevándose alto sobre el propodeo con distancia entre el foramen

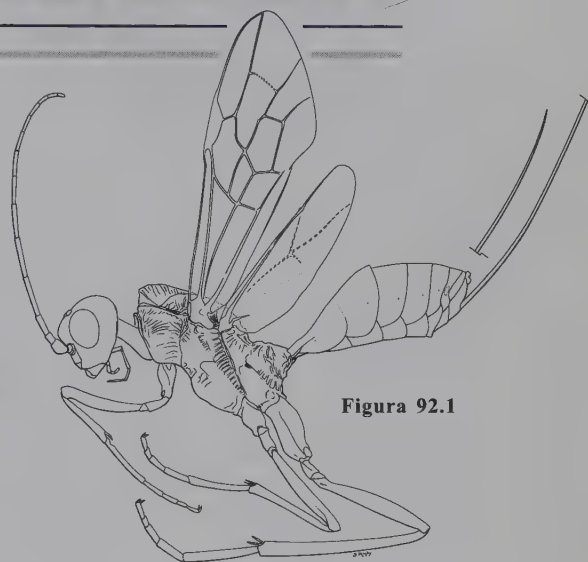


Figura 92.1

propodeal y la cavidad metacoxal más grande que el ancho de la apertura y claramente separada del metanoto por una amplia banda del propodeo. Ala anterior con ocho a diez celdas cerradas, costa y radio separados, con una celda costal amplia y distinguible; estigma grande y conspicuo; alas posteriores con venación reducida, usualmente sin celdas cerradas, sin lóbulo juglar, aunque en algunas especies grandes excepcionalmente con una sola celda más o menos cerrada. Tibia posterior sublineal, no hinchada, o, cuando más, ligeramente ensanchada hacia el ápice, superficie interna de la coxa posterior de la hembra usualmente con un canal vertical u oblicuo. Metasoma alargado oval con el primer segmento más o menos cónico; ovipositor largo, de longitud variada, más corto o más largo que el ala anterior.

Filogenia

Jennings y Austin (2000) fueron los primeros en discutir la filogenia a niveles superiores y concluyeron que la monofilia de Aulacidae está soportada por un cierto número de esta-

dos de carácter, tales como la inserción de las antenas a nivel de la base de los ojos, receptáculos antenales ampliamente separados, ojo pequeño circular o subcircular, notaulos en forma de Y, propodeo no piramidal y presencia de un surco sobre la superficie interna de la coxa posterior de las hembras.

Taxonomía

Townes (1950) y algunos otros trataron los aulácidos como una subfamilia de los Gasteruptiidae, y algunos autores posteriores (por ejemplo Gibson 1985; Rasnitsyn 1988; Whitfield *et al.* 1989) proporcionan evidencias, en cuanto a la estructura torácica, de que los aulácidos y gasterúptidos juntos forman un grupo monofilético y los aulácidos quizás deberían tratarse como una subfamilia. Más recientemente, la tendencia es evaluar a los aulácidos como una familia separada (por ejemplo Carlson 1979; Konishi 1990; Mason 1993; Elgueta y Lanfranco 1994).

No hay ninguna publicación global e integral sobre la fauna neotropical, y el único tratamiento regional existe para cuatro especies de Chile, desarrollado por Elgueta y Lanfranco (1994). Smith (2001) proporciona un catálogo mundial donde lista 155 especies en tres géneros. *Aulacus* y *Pristaulacus* se encuentran alrededor del mundo; *Panaulux*, con dos especies, se restringe a África (Benoit 1984; Madl 1990). Actualmente, hay 13 especies descritas de *Aulacus* y 26 especies descritas de *Pristaulacus* en el Neotrópico (Smith 2001), pero se puede esperar que sean muchas más. Townes (1950) revisa la fauna neártica y Carlson (1979) cataloga 28 especies en América al norte de México. Smith (1991, 1996) agrega dos especies proporcionando una clave para las especies en el este de Norteamérica. Oehlke (1983) y Pagliano (1986) tratan la fauna Europea.

Biología

Los aulácidos son cenobiontes endoparásitos de insectos barrenadores de madera. Sus hospederos incluyen varias familias de Coleoptera barrenadoras de madera (especialmente Cerambycidae y Buprestidae, con unos pocos registros en Bostrichidae, Cleridae y Scolytidae) e Hymenoptera (Xiphydriidae) (Carlson 1979; Barriga 1990; De Santis 1980; Smith 2001). Smith (2001) lista hospederos y plantas conocidas para aulácidos.

Casi nada se conoce acerca de la biología de las especies neotropicales. Todas las familias de hospederos registradas están presentes en el Neotrópico, pero otros insectos barrenadores de madera podrían servir como hospederos. Se han registrado asociaciones de *Aulacus krahmeri* en cerambícidos *Calydon submetallicum* y *C. Havrylenkoi*, y *Aulacus braconiformis* de *Hephaestion lariosi* en Chile (Barriga 1990; Elgueta y Lanfranco 1994).

De Santis (1980) reporta *Pristaulacus brasiliensis* en un buprestido en *Cercidium australis* en Argentina. Se han colectado especímenes en ramas caídas de *Pentaclethra maculoba* en Costa Rica y de troncos caídos en Nicaragua. Es más probable encontrar especímenes en la madera, bien sea cuando emergen o cuando buscan un sitio de oviposición.

El estudio más completo de la biología de algunas especies (*Aulacus striatus*) fue filmado por Skinner y Thompson (1960) en Gran Bretaña. La hembra *Aulacus* localiza el orificio oviposicional barrenado de una avispa de la madera (*Xiphydria camelus*) en una hendidura en la corteza de un árbol, inserta su ovipositor hacia abajo en el hoyo, y coloca un solo huevo en cada uno de los huevos hospederos que pueda alcanzar. La larva aulácida se encierra y desarrolla muy lentamente dentro de la larva xiphydriida en desarrollo; esta se caracteriza por tener dos proyecciones dorsales esclerotizadas que se extienden desde las partes dorsolaterales del epistoma sobre el área frontal (Short 1978). Casi un año después, cuando la larva de avispa de la madera está completamente desarrollada y ha excavado un túnel hacia arriba, justo debajo de la superficie de la corteza, la larva parasitoide completa su desarrollo y mata al hospedero. La larva aulácida emerge de la piel de su hospedero, elabora un capullo en el cual empupa, y emerge casi dos semanas después como un adulto. El adulto escapa mordisqueando un orificio a través de la delgada capa de madera dejada por el xiphydriido.

Ambos géneros de Aulacidae (*Aulacus* y *Pristaulacus*) se hallan en el Neotrópico y se han colectado en casi todos los países desde México hasta Argentina. Sin embargo, no se han registrado en las Indias Occidentales.

Clave para los géneros neotropicales de Aulacidae

- 1 Uñas tarsales simples o con un diente subapical muy pequeño; cabeza sin carena occipital; pronoto y mesoscuto sin espinas proyectándose anteriormente o procesos cónicos *Aulacus*
- Uñas tarsales con uno o más dientes subapicales distingui-

bles, usualmente 2-5 dientes subapicales y uñas con aspecto de peine; cabeza con carena occipital presente, al menos en la parte superior de la cabeza; pronoto y mesoscuto comúnmente con espinas proyectándose anteriormente o procesos cónicos *Pristaulacus*

Literatura citada

- Barriga, J. E. 1990. Parásitos de Cerambycidae y Buprestidae (Coleoptera) de Chile. *Revista Chilena de Entomología* 18:57-59.
- Benoit, P. L. G. 1984. Aulacidae, famille nouvelle pour la faune de l'Afrique tropicale (Hymenoptera). *Revue de Zoologie Africaine* 98:799-803.
- Carlson, R. W. 1979. Evanioidea, pp. 1109-1118, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol 1. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- De Santis, L. 1980. Nuevas citas de himenópteros (Insecta) para la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 39:66.
- Elgueta, M. y D. Lanfranco. 1994. La familia Aulacidae en Chile (Hymenoptera: Evanioidea). *Revista Chilena de Entomología* 21:85-97.
- Gibson, G. A. P. 1985. Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. *The Canadian Entomologist* 117:1395-1443.
- Jennings, J. T. y A. D. Austin. 2000. Higher-level phylogeny of the Aulacidae and Gasteruptiidae (Hymenoptera: Evanioidea), pp. 154-164, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Konishi, K. 1990. A revision of the Aulacidae of Japan (Hymenoptera, Evanioidea). *Japanese Journal of Entomology* 58:637-655.
- Madl, M. 1990. Eine neue *Panaulix*-Art Benoit aus Kenya (Hymenoptera, Evanioidea, Aulacidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 80:85-88.
- Mason, W. R. M. 1993. Superfamilies Evanioidea, Stephanoidea, Megalyroidea, and Trigonalioidea, pp. 510-520, en: Goulet, H. y J. T. Huber (eds.). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada, Publication 1984/E, Ottawa.
- Oehlke, J. 1983. Revision der europäischen Aulacidae (Hymenoptera-Evanioidea). *Beiträge für Entomologische* 33:439-447.
- Pagliano, G. 1986. Aulacidae, Stephanidae ed Evaniidae d'Italia con descrizione de un nuovo Stephanidae del Morocco (Hymenoptera, Ichneumonoidea). *Atti Museo Civico Storia Naturale de Grosseto* 9/10:5-20.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of the evolution of the hymenopterous insects (order Vespida). *Oriental Insects* 22:115-145.
- Short, J. R. T. 1978. The final larval instars of the Ichneumonidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 25:1-508.
- Skinner, E. R. y G. H. Thompson. 1960. Película: *The Alder Woodwasp and Its Insect Enemies*.
- Smith, D. R. 1991. A new *Aulacus* (Hymenoptera: Gasteruptiidae: Aulacinae) from Virginia. *Entomological News* 102:187-191.
- Smith, D. R. 1996. Aulacidae (Hymenoptera) in the mid-Atlantic states, with a key to species of eastern North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:274-291.
- Smith, D. R. 2001. World catalog of the family Aulacidae (Hymenoptera). *Contribution on Entomology, International* 4(3):263-319.
- Townes, H. 1950. The Nearctic species of Gasteruptiidae (Hymenoptera). *Proceedings of the United States National Museum* 100:85-145.
- Whitfield, J. B., N. F. Johnson y M. R. Hamerski. 1989. Identity and phylogenetic significance of the metapostnotum in nonaculeate Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 82:663-673.

CAPÍTULO 93

Familia Gasteruptiidae

D. R. Smith

Diagnosis

A largadas, delgadas, con forma característica como en la Figura 93.1. Longitud del cuerpo de 9.0 a 21.0 mm (excluyendo el ovipositor); longitud del ala anterior 5.0 a 10.0 mm. Negras a rojizas. Antena de la hembra con 14 segmentos, del macho con 13 segmentos; flagelo moderadamente corto y robusto; inserción antenal cerca del nivel central de los ojos, lejos y por encima del clípeo; sin surcos cóncavos extendidos ventrolateralmente hasta el espacio malar. Cabeza oval; mandíbula robusta con diente apical agudamente afilado, diente subapical pequeño y ancho, y un diente basal grande dirigido lateralmente, el cual está oculto cuando las mandíbulas están cerradas; palpos maxilares con 6 segmentos, palpo labial con 4 segmentos. Propleura muy larga, en forma de cuello. Mesoscuto convexo, con notaulos distinguibles que se reúnen en el centro. Propodeo usualmente con escultura reticulada, inserción del metasoma alta sobre la

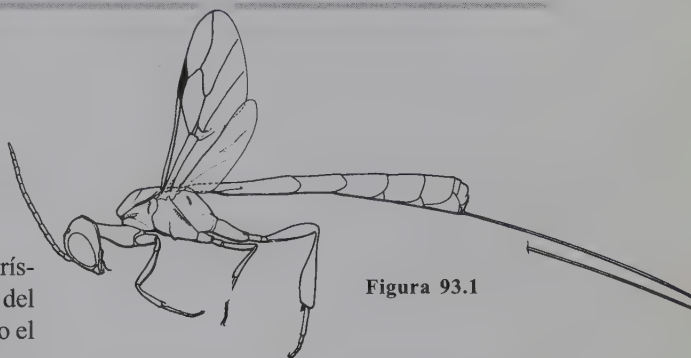


Figura 93.1

superficie superior del propodeo, con distancia entre el foramen propodeal y la cavidad metacoxal más grande que el ancho de cualquiera de las dos aperturas; segmento metasomal 1 alargado, con margen anterior casi tocando el metanoto. Segmento metasomal 1 cónico, resto del abdomen alargado. Ala anterior frecuentemente plegada longitudinalmente, con seis o siete celdas cerradas; costa y radio separadas y celda costal amplia presente; estigma angosto. Ala posterior sin celdas cerradas, sin lóbulo jugal. Tibia posterior hinchada hacia el ápice, apareciendo con forma de clava. Superficie interior de la coxa posterior sin surcos. Ovipositor corto o más largo que el cuerpo en Gasteruptiinae; puede estar oculto en Hyptiogastrinae.

Filogenia

En un estudio filogenético de niveles superiores realizado por Jennings y Austin (2000), la monofilia de los Gasteruptiidae está soportada por las antenas insertadas aproximadamente a medio camino sobre los ojos. Se reconocen dos subfamilias, Gasteruptiinae (mandíbulas se sobrelapan sólo ligeramente) y Hyptiogastrinae (mandíbulas se sobrelapan ampliamente). La monofilia de los Hyptiogastrinae se apoya en la pérdida de un trocántero sobre la pata anterior y una incisión en el esterno apical. Un análisis avanzado de los Hyptiogastrinae realizado por Jennings y Austin (2002)

respalda dos géneros monofiléticos, *Hyptiogaster* y *Pseudofoenus*.

Taxonomía

Algunos autores (por ejemplo Townes 1950) incluyen los géneros tratados aquí como una subfamilia, Gasteruptiinae, con la otra subfamilia Aulacinae (aquí Aulacidae, Capítulo 92). Actualmente los Gasteruptiidae son tratados como una familia distinta. Dos subfamilias, Gasteruptiinae con un género *Gasteruption*, e Hyptiogastrinae, con dos géneros, *Hyptiogaster* y *Pseudofoenus*, son reconocidos actualmente, como

consecuencia del estudio reciente desarrollado por Jennings y Austin (2002). Previamente se reconocían cinco géneros en Hyptiogastrinae (Crosskey 1962). Hay probablemente cerca de 500 especies en el mundo. El catálogo más reciente para el mundo es el de Hedicke (1939); con algo más de 300 especies descritas de *Gasteruption*. Diez especies de *Hyptiogaster* y 78 especies de *Pseudofoenus* se reconocen en Jennings y Austin (2002).

Dos géneros, *Gasteruption* y *Pseudofoenus*, tienen lugar en el Neotrópico. *Gasteruption* nunca se ha estudiado y hay cerca de 30 especies descritas en esta región. Dos especies del género Gondwánico *Pseudofoenus* tienen lugar en Sudamérica, *P. deletangi* y *P. infumatus*, tratadas en el género *Aulacofoenus* en Jennings y Austin (1997), después (Jennings y Austin 2002) en *Pseudofoenus*. Crosskey (1951, 1962) trata las especies británicas. Pasteels revisa la fauna de *Gasteruption* de Australia, África, Melanesia, Nueva Zelanda e Indomalasia (Pasteels 1956a, b; 1957a, b; 1958). Townes (1950) revisa las 15 especies neárticas reconociendo dos géneros, *Rhydinofoenus* y *Gasteruption*, y Carlson (1979) cataloga las especies de Norteamérica, todas ubicadas en *Gasteruption*. Smith (1996) propone claves para las cinco especies conocidas en el este de Norteamérica, aportando datos de distribución y hospederos, y graficando su ocurrencia estacional.

Biología

No hay estudios para las especies neotropicales. En otras partes del mundo, se sabe que los gasterúptidos son parasitoides o inquilinos-predadores sobre larvas y reservas alimenticias en nidos de avispas y abejas solitarias habitantes

de la madera. Se han registrado hospederos en las familias Sphecidae, Vespidae, Apidae (incluyendo Anthophoridae), Colletidae y Megachilidae (Townes 1950; Crosskey 1952; Carlson 1979; Jennings y Austin 2002). *Gasteruption assectator*, una especie holártica, ataca hospederos en Apidae (s. l.) y Sphecidae (s. l.), y la especie europea *G. jaculator* se registra en Apidae (s. l.), Sphecidae (s. l.), y Vespidae (Crosskey 1952).

Los estudios de Höppner (1904) y Malyshev (1968) son los más completos. La hembra oviposita en el nido de su hospedero, siendo la posición del huevo, quizás, específica de cada especie. Este puede adherirse al huevo del hospedero, sobre la comida almacenada cerca de los huevos del hospedero, sobre la pared de la celda o fuera de la celda, o sobre la larva (Höppner 1904; Malyshev 1968). La larva come los huevos o la larva hospedera (como un idiobionte ectoparasitoide) y usualmente continúa alimentándose como un cleptoparásito sobre las reservas de comida almacenadas. Las larvas gasterúptidas pueden actuar como un depredador, andando de una celda a otra, comiendo los contenidos de más de una celda. Las larvas maduras tejen un capullo marrón dentro de la celda de sus hospederos. Los adultos se encuentran comúnmente sobre flores o en vuelo mientras exploran tocones, postes o troncos en busca de hospederos potenciales.

Gasteruption es cosmopolita, especialmente rico en Australia, donde se conocen 109 especies (Pasteels 1957a). *Hyptiogaster*, con 10 especies, es australiano, y *Pseudofoenus*, con 88 especies, se halla en Indo-Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica. Las dos especies sudamericanas tienen lugar solamente en el sudeste de Brasil, Paraguay y el norte de Argentina. Los gasterúptidos son generalmente más diversos en regiones semiáridas, indudablemente donde hay una gran diversidad de los hospederos preferidos.

Clave para géneros neotropicales de Gasteruptionidae

1 Mandíbulas cortas y sin sobrelaparse ampliamente cuando están cerradas; prefémur generalmente presente en la pata posterior, algunas veces indicado solamente por una hinchazón basal ligeramente diferenciada; trocánter posterior con surco trocanteral; esterno subgenital de la hembra con una muesca o hendidura; ovipositor largo, al menos la mitad del largo del metasoma; amplia distribución

en el Neotrópico *Gasteruption*
- Mandíbulas largas que se sobrelapan ampliamente cuando están cerradas; prefémur ausente; trocánter posterior con o sin un surco trocanteral; esterno subgenital de la hembra simple; ovipositor usualmente corto y oculto, no proyectado más allá del ápice del gáster en reposo. Sudeste de Brasil, Paraguay Argentina *Pseudofoenus*

Literatura citada

- Carlson, R. W. 1979. Evanioidea, pp. 1109-1118, en: Krombein, K. V., P. D. Hurd Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (eds.). *Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico*. Vol. 1. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Crosskey, R. W. 1951. The morphology, taxonomy and biology of the British Evanioidea (Hymenoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 102:247-301.
- Crosskey, R. W. 1962. The classification of the Gasteruptiidae (Hymenoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 114:377-402.
- Hedicke, H. 1939. Gasteruptiidae, p. 54, en: Hedicke, H. (ed.). *Hymenopterorum Catalogus, Pars 11*. Dr. W. Junk's-Gravenlage, The Hague.
- Höppner, H. 1904. Zur Biologie der Rubus-Bewohner. *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie* 9:97-103.
- Jennings, J. T. y A. D. Austin. 1997. Revision of *Aulacofoenus* Kieffer (Hymenoptera: Gasteruptiidae), hyptiogastrine wasps with a restricted Gondwanic distribution. *Invertebrate Taxonomy* 11:943-976.
- Jennings, J. T. y A. D. Austin. 2000. Higher-level phylogeny of the Aulacidae and Gasteruptiidae (Hymenoptera: Evanioidea), pp. 154-164, en: Austin, A. D. y M. Dowton (eds.). *Hymenoptera evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Jennings, J. T. y A. D. Austin. 2002. Systematics and distribution of world hyptiogastrine wasps (Hymenoptera: Gasteruptiidae). *Invertebrate Systematics* 16:735-811.
- Malyshev, S. I. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*. Methuen, London, England.
- Pasteels, J. J. 1956a. Révision du genre *Gasteruption* (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae). I. Espèces de l'Afrique Noire. *Annales du Musée de Congo Belge, Tervuren (Belgique). Sciences Zoologiques* 50(8):1-94.
- Pasteels, J. J. 1956b. Révision du genre *Gasteruption* (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae). II. Espèces mélanésiennes. *Nova Guinea (N. S.)* 7:207-248.
- Pasteels, J. J. 1957a. Révision du genre *Gasteruption* (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae). Espèces australiennes. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Mémoires, Deuxième Serie* 56:1-125.
- Pasteels, J. J. 1957b. Révision du genre *Gasteruption* (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae). III. Espèces néo-zélandaises. *Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique* 93:173-176.
- Pasteels, J. J. 1958. Révision du genre *Gasteruption* (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae). V. Espèces indo-malaises. *Bulletin et Annales de la Société Royale d'Entomologie de Belgique* 94:169-213.
- Smith, D. R. 1996. Review of the Gasteruptiidae (Hymenoptera) of eastern North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98:491-499.
- Townes, H. 1950. The Nearctic species of Gasteruptiidae (Hymenoptera). *Proceedings of the United States National Museum* 100:85-145.

CAPÍTULO 94

Superfamilia Cynipoidea

M. Buffington, Z. Liu y F. Ronquist

Diagnosis

La vasta mayoría de los cinipoideos son avispas pequeñas, con longitudes de 1.0 hasta 5.0 mm, aunque unas pocas especies de los así llamados macrocinipoideos que parasitan insectos barrenadores pueden alcanzar los 30 mm. Son usualmente de color marrón o negro y nunca metálicos. Ambos sexos son completamente alados excepto en algunas especies braquípteras o ápteras de Cynipidae y Figitidae. A diferencia de la mayoría de otros Hymenoptera, las hembras usualmente tienen 13 artejos antenales (11 flagelómeros) y los machos 14 o 15. Los machos tienen usualmente el primer flagelómero engrosado y excavado lateralmente (excepciones incluyen a Anacharitinae (Figitidae), Liopteridae y *Heteribalia* (Ibaliidae)). Ocasionalmente, las modificaciones de la antena del macho pueden involucrar el segundo y tercer flagelómeros

(algunos caripinos y eucoilinos). El pronoto alcanza la tégula. Estas avispas están frecuentemente equipadas con una placa anterior, la cual puede estar elevada con respecto a la superficie pronotal circundante (particularmente prominente en muchos eucoilinos). La venación del ala anterior es característica (Figuras 94.4-94.7): costa (C) ausente, pterostigma reducido a una estructura parecida a una vena transversa (otras avispas parasíticas con un pterostigma reducido usualmente tienen un remanente lineal a lo largo del margen del ala anterior), media (M) desplazada anteriormente, y una de las pocas celdas cerradas es la celda marginal trapezoidal, la cual puede estar abierta (Figuras 94.4, 94.7) o cerrada (Figuras 94.5, 94.6) en la margen anterior del ala. Los Austrocynipidae australianos son excepcionales por tener un pterostigma bien desarrollado pero otras características de venación son típicas de los cinipoideos (Ronquist 1995b). Los tarsos tienen cinco segmentos.

Filogenia

Rasnitsyn (1988) propuso una relación de grupo hermano entre Cynipoidea y Diapriidae basado en varios caracteres, la mayoría problemáticos. Sin embargo, dos merecen consideración (Ronquist 1999): (1) vena M (+Cu) del ala posterior cóncava arriba en diápriidos y cinipoideos (convexa en otros Hymenoptera); y (2) flagelómeros basales modificados similarmente en machos de Diapriidae y Cynipoidea. Estas modificaciones consisten en un surco o excavación, ambos perforados con poros conectados a una glándula interna productora de químicos que son aplicados sobre la antena de la hembra durante el cortejo (Ronquist y Nordlander 1989;

Ronquist 1995b; Isidoro *et al.* 1996; Isidoro *et al.* 1999). Las glándulas antenales están presentes en otros Hymenoptera parasíticos, pero la morfología externa y posición del artículo o los artículos que presentan glándula, es única para cinipoideos y diápriidos. Finalmente, algunos himenópteros fósiles (Archaeocynipidae; Rasnitsyn y Kovalev 1988) del Cretáceo temprano tienen un remanente lineal pterostigmal y otros caracteres de venación sugieren afinidades con diápriidos aunque poseen un metasoma corto y comprimido y otras características típicas de cinipoideos (Ronquist 1999). Esto puede proveer posiblemente evidencia adicional de conexión entre diápriidos y cinipoideos. Los análisis moleculares más recientes sobre las relaciones de los apócritos (Dowton y Austin 2001) sugieren que los cinipoideos son hermanos

de Chalcidoidea o Heloridae + Vanhorniidae; infortunadamente, la posición precisa del clado cinipoideo es altamente dependiente de parámetros analíticos.

La filogenia de la superfamilia ha sido analizada en varios artículos recientes (Ronquist 1994, 1995a, 1995b, 1999; Nordlander *et al.* 1996; Liljeblad y Ronquist 1998; Ros-Farré *et al.* 2000; Liu 2001; Fontal-Cazalla *et al.* 2002; Nylander *et al.* 2004) y esto ha resultado en arreglos más grandes en la clasificación superior (revisado por Ronquist 1999; ver también Ronquist y Nieves-Aldrey 2001).

El análisis filogenético de 55 caracteres de la morfología informativa del adulto acerca de las relaciones interfamiliares indica que los microcinipoideos forman un grupo monofilético puesto que los macrocinipoideos constituyen un conjunto parafilético de los linajes más basales de cinipoideos, con los Austrocynipidae, apareciendo como grupo hermano de todos los otros Cynipoidea (Figura 94.1; Ronquist 1995b). En los Figitidae, los inquilinos figitoides (Parnipinae y Thrasorinae) constituyen los linajes más basales, indicando que los figitidos originalmente se desarrollaron dentro de agallas, tal como los cinípidos (Ronquist 1999). Las formas parasíticas de Díptera constituyen un grupo nuclear monofilético de figitidos, con los Hymenoptera y Neuroptera parasitoides sobre comunidades de áfidos y psílidos como su grupo hermano (Figura 94.24). No son claros aún los detalles acerca de las relaciones entre los Figitidae, pero se espera que esta situación cambie pronto gracias a un proyecto en curso que construye una matriz compiladora de los datos morfológicos y moleculares dispersos en Figitidae (Buffington, datos no publicados).

Es algo incierta la posición exacta de los lióptéridos: la hipótesis más probable los tiene como grupo hermano de los microcinipoideos (Figura 94.1) pero no puede ser obviado que por el contrario forman un grupo filogenético junto con los ibálidos, como fue sugerido inicialmente por Rasnitsyn (1980) y después por Fergusson (1988, 1990). Excepto por las dudas en relación con los lióptéridos, los clados en la filogenia superior de los cinipoideos indicada en la Figura 94.1 son robustos, respaldados por índices de confiabilidad que superan niveles del 95 % en análisis de parsimonia de los caracteres informativos conocidos acerca de estas relaciones (Ronquist 1995b, 1999). Existen visiones alternativas sobre las relaciones de los cinipoideos superiores pero no están bien soportadas por datos; se basan en una selección estrecha de los caracteres disponibles o en análisis sin publicar (Ronquist 1999).

El esquema de cinco familias esbozado anteriormente, aunque similar al sistema propuesto por Rasnitsyn (1980, 1988), difiere considerablemente de la clasificación tradicional de los Cynipoidea y de clasificaciones alternativas propuestas más recientemente (Kovalev 1994, 1996; Fergusson 1995). Las diferencias más importantes conciernen a los Figitidae, taxón que frecuentemente es dividido por otros

autores en varias familias separadas. Las familias más comúnmente reconocidas son Anacharitidae, Charipidae, y Eucoilidae, pero Kovalev (1994, 1996) plantea muchos más grupos de figitidos para elevarlos al estatus de familia. El principal problema de estas clasificaciones alternas es que, como mínimo, dejan un grupo heterogéneo de linajes no relacionados en el grupo Figitidae más estrechamente circunscrito (*sensu stricto*).

El esquema de Kovalev también agrega un número de figitidos que claramente no son naturales (como Ros-Farré *et al.* 2000). Las relaciones entre los subgrupos de los Figitidae (*sensu lato*) no son lo suficientemente bien conocidos para permitir una división completa de los linajes en clados monofiléticos; no obstante el conocimiento actual revela mayores problemas con la clasificación tradicional. Si se reconocen linajes figitidos profundamente anidados, tal como los eucoilinos, como familias separadas, entonces un gran número de otros taxones figitidos tendrán que ser elevados también al nivel de familia, conduciendo a una proliferación innecesaria de familias cinipoideas. Por tal razón, Ronquist (1999) defendió una amplia circunscripción de los Figitidae y un sistema de relativamente pocas subfamilias, morfológicamente y biológicamente distintas, donde todas excepto una (Figitinae) son probablemente monofiléticas. Con este sistema, en el futuro, un mejor entendimiento de las relaciones de los figitidos permitirá que los grupos puedan ser acomodados mediante cambios clasificatorios al nivel de subfamilia más que al nivel de familia.

Algunos taxa cinipoideos individuales han sido recientemente movidos entre familias, particularmente debido al mayor entendimiento de la distinción entre Figitidae y Cynipidae. Por ejemplo, el género *Myrtopsen* principalmente sudamericano, criado a partir de agallas de calcidoideos en *Acacia* y *Mimosa*, estuvo ubicado entre los inquilinos en Cynipidae, pero ahora está incluido entre las avispas figitidas asociadas con agallas en la subfamilia Thrasorinae (Ronquist 1994, 1999). Recientemente, una nueva subfamilia figitida, Parnipinae, fue descrita con base en una especie mediterránea asociada con agallas de amapola (*Papaver*) y originalmente ubicada en un género (*Aulacidea*) de cinípidos inductores de agallas (Ronquist y Nieves-Aldrey 2001). La especie se conoce ahora como parasitoide del cinípido inductor de agallas *Barbotinia oraniensis*, una historia de vida consistente con su posición filogenética sugerida entre los figitidos que actúan como insectos parasíticos. Se ha demostrado que los Pycnostigminae, previamente ubicados en los Cynipidae, están cercanamente relacionados con los Eucoilinae, probablemente su grupo hermano (Rasnitsyn 1980, 1988; Ronquist 1999; Fontal-Cazalla *et al.* 2002), y ahora son tratados como una subfamilia de Figitidae, de biología desconocida. El género *Himalocynips*, considerado por Fergusson (1995) como una familia cinipoidea separada

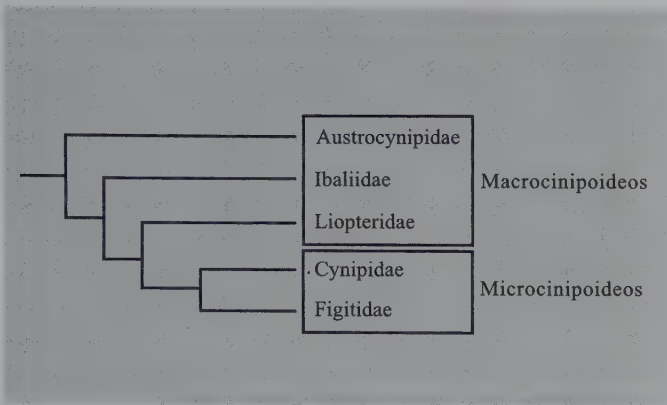


Figura 94.1

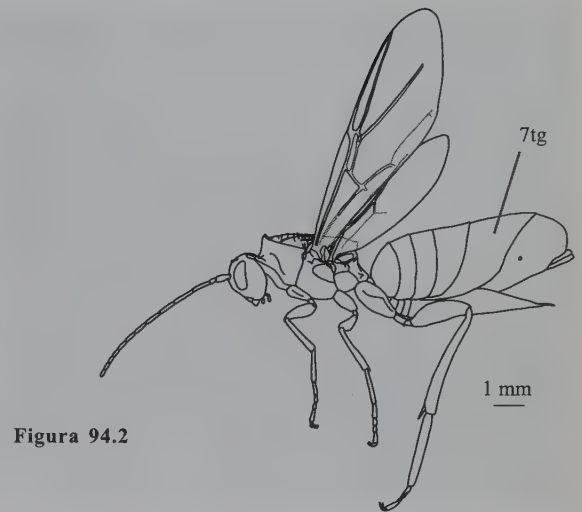


Figura 94.2

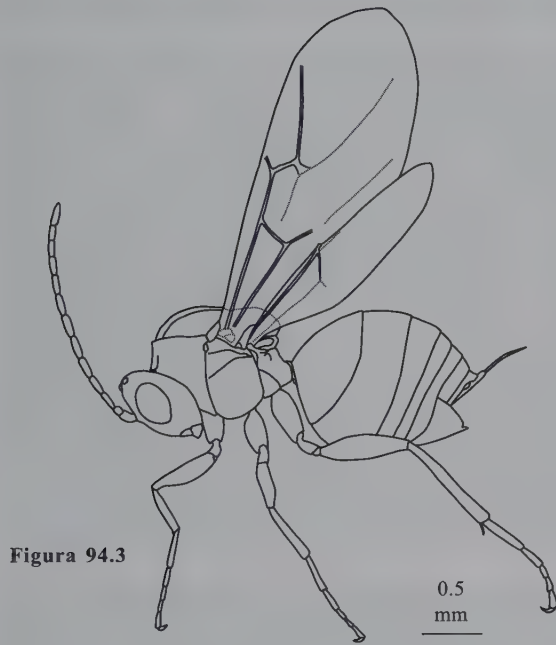


Figura 94.3

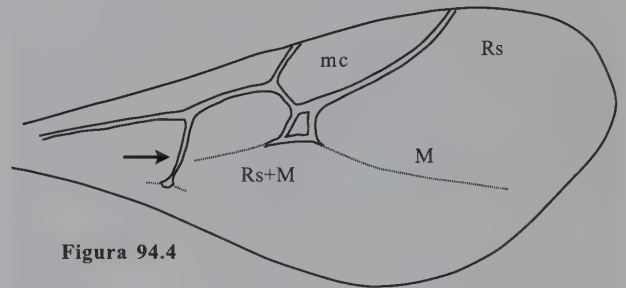


Figura 94.4

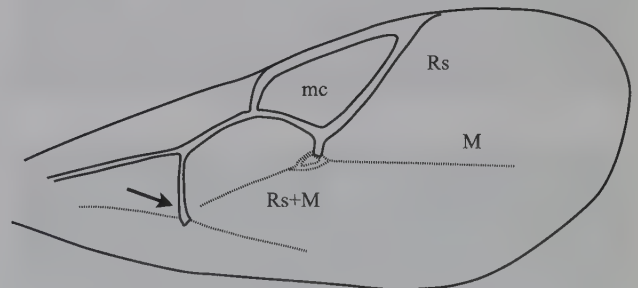


Figura 94.5



Figura 94.6

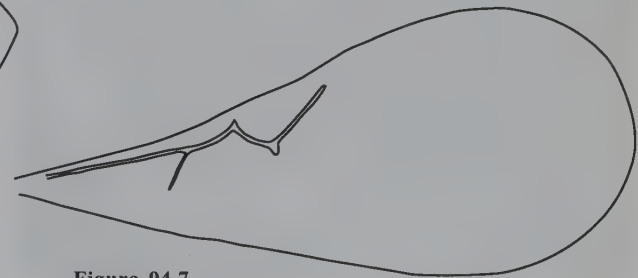


Figura 94.7

Figuras 94.1-94.7: 94.1 Filogenia de Cynipoidea (Ronquist 1999); 94.2-94.7 Cynipoidea: 94.2-94.3 Habitus: 94.2 un macrocinipoide (Ibaliidae: *Ibalia rufipes*), 94.3 un microcinipoide (Cynipidae: *Isocolus rogenhoferi*); 94.4-94.7 Alas anteriores: 94.4 Cynipidae, 94.5 Figitidae, 94.6 *Ibalia* sp. (Ibaliidae), 94.7 *Dilyta* sp. (Figitidae: Charipinae: Charipini). 7tg = séptimo tergo abdominal, mc = celda marginal.

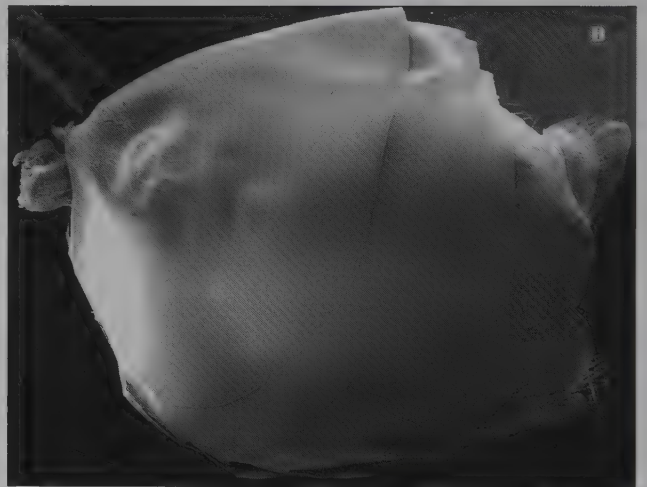
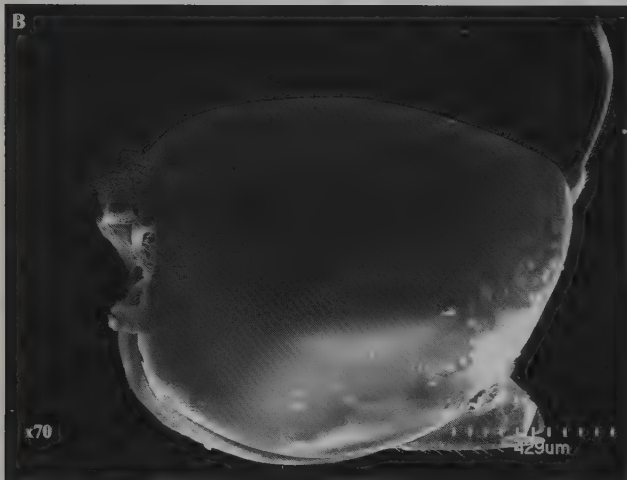
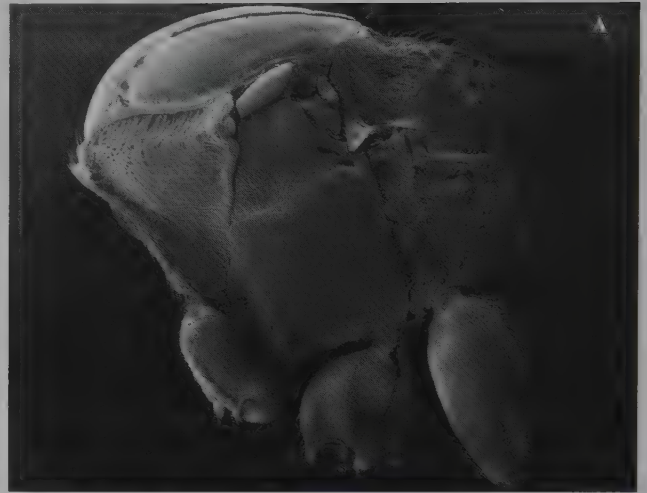


Figura 94.9

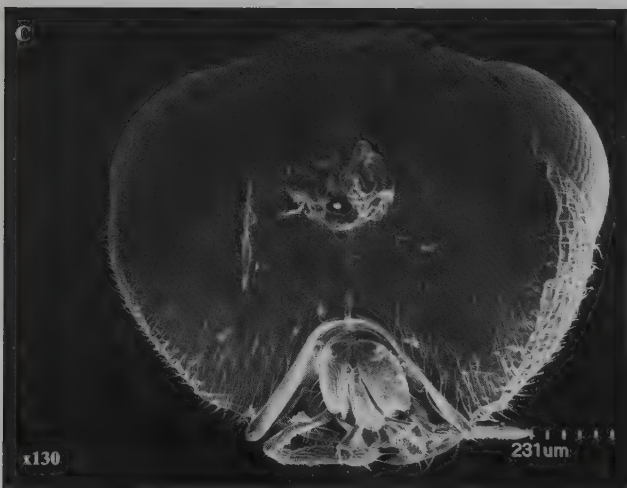


Figura 94.10

Figura 94.8

Figuras 94.8-94.10: Cynipidae: **94.8** *Synergus gallaepomiformis* (Synergini): **A.** Mesosoma, vista lateral, **B.** Metasoma, vista lateral, **C.** Occipucio; **94.9** *Biorhiza pallida* (Cynipini): **A.** Mesosoma, vista lateral, **B.** Metasoma, vista lateral; **94.10** *Diastrophus nebulosus* (Aylacini), occipucio.

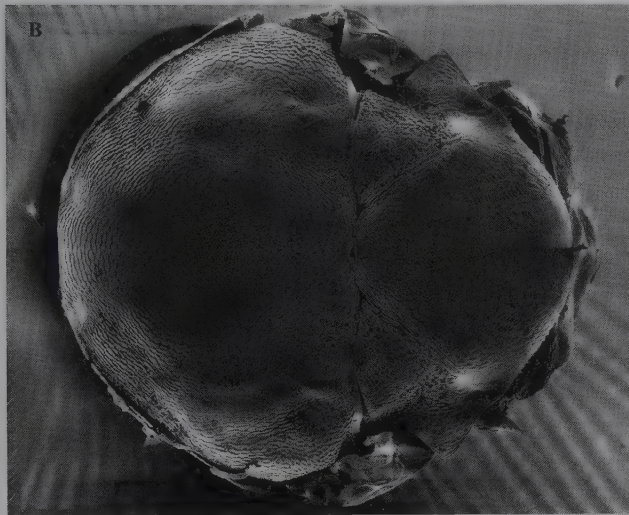
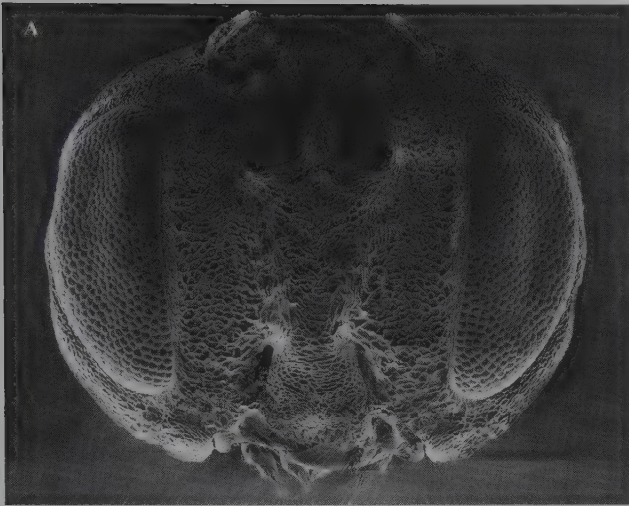


Figura 94.11

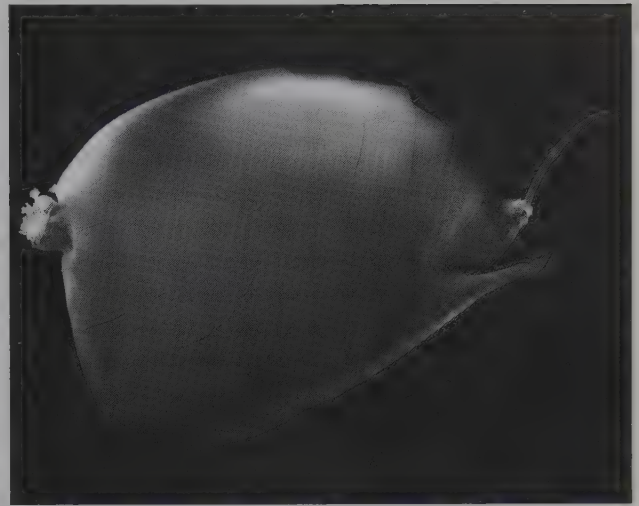


Figura 94.12

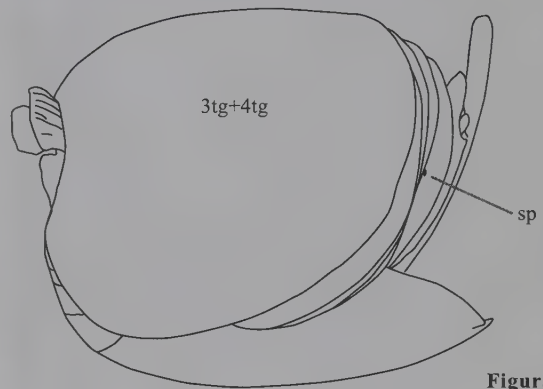


Figura 94.13

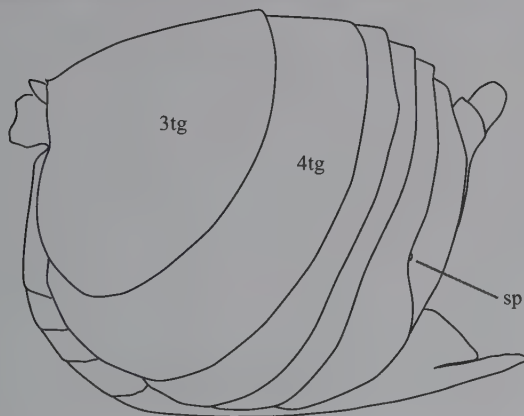


Figura 94.14

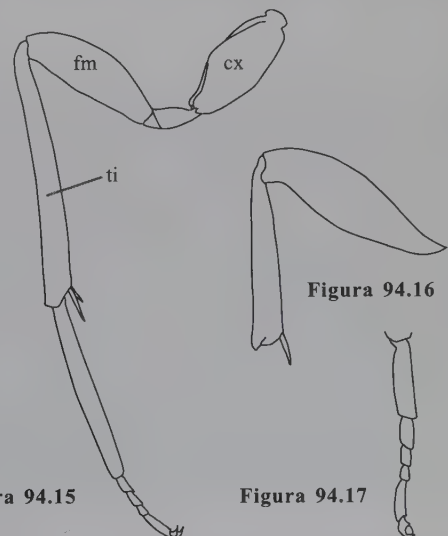


Figura 94.15

Figura 94.16

Figuras 94.11-94.17: 94.11-94.12 Cynipidae: 94.11 *Eschatocerus acaciae* (Eschatocerini): A. Cabeza (vista anterior), B. Mesosoma, vista dorsal; 94.12 *Diplolepis rosae* (Diplolepidini), metasoma, vista lateral. 94.13-94.17 Cynipoidea: 94.13-94.14 Metasoma en vista lateral: 94.13 *Synergus* sp. (Cynipidae: Synergini), 94.14 *Neuroterus* sp. (Cynipidae: Cynipini); 94.15 Pata posterior de *Ibalia rufipes* (Ibaliidae); 94.16 Fémur posterior y tibia, *Liopteron apicale* (Liopteridae: Liopterinae); 94.17 Tarso posterior, *Paramblynotus braziliensis* (Liopteridae: Mayrellinae). 3tg = tercer tergo abdominal; 4tg = cuarto tergo abdominal; cx = coxa; fm = fémur; sp = espiráculo; ti = tibia.

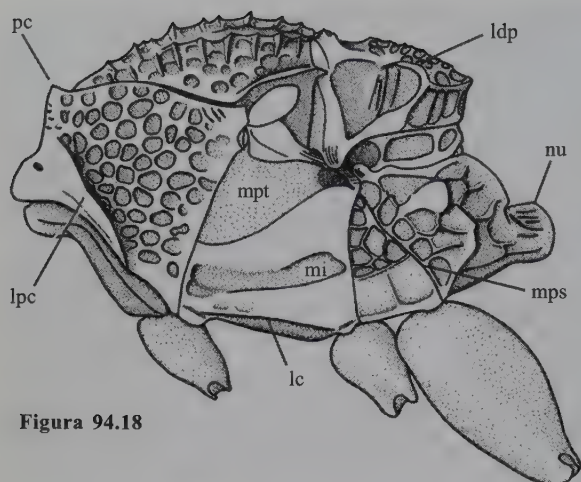


Figura 94.18

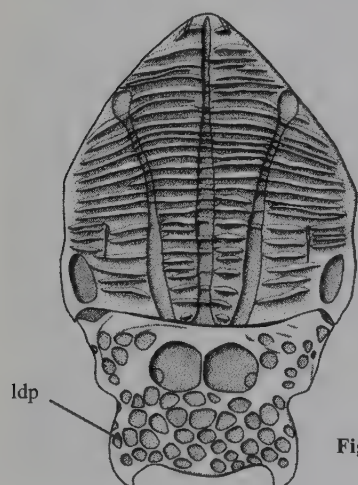


Figura 94.19

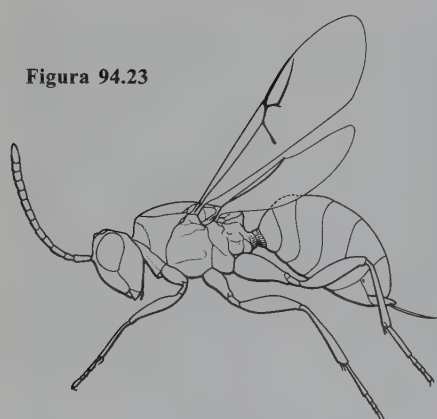


Figura 94.23

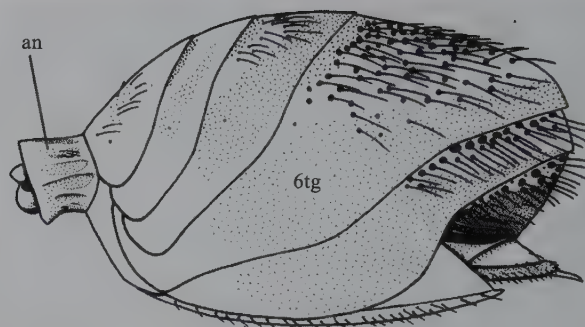


Figura 94.20

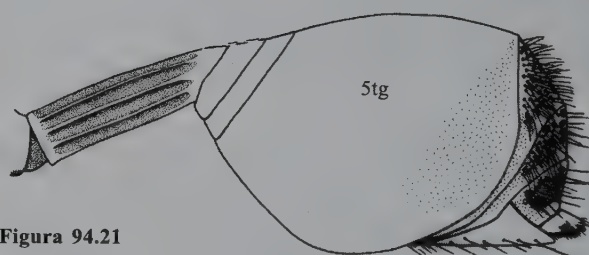


Figura 94.21

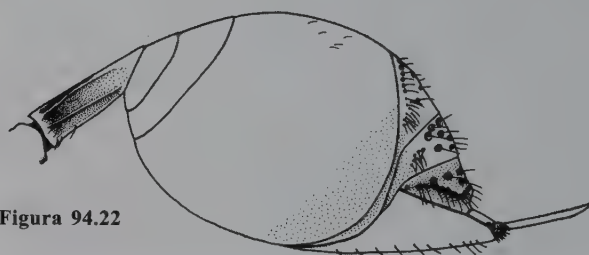


Figura 94.22

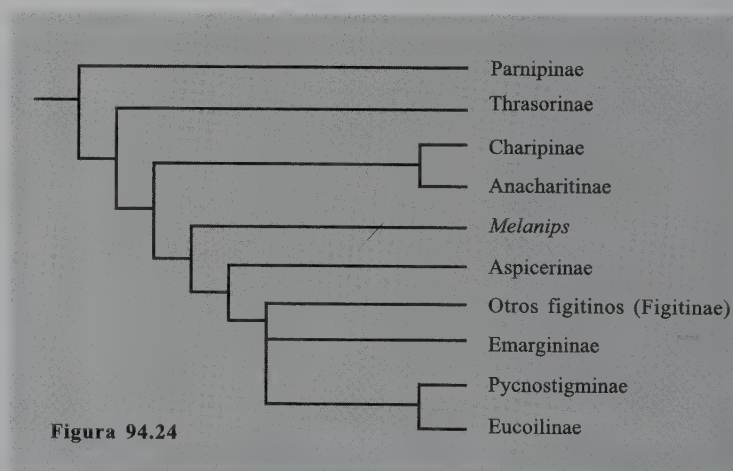


Figura 94.24

Figuras 94.18-94.24: 94.18-94.23 Liopteridae: 94.18 Mesosoma en vista lateral, *Paramblynotus braziliensis* (Mayrellinae), 94.19 Mesosoma en vista dorsal, *Liopterum nigripenne* (Liopterinae); 94.20-94.22 Metasoma de hembra en vista lateral: 94.20 *Paramblynotus braziliensis* (Mayrellinae), 94.21 *Pseudibalia* sp. (Liopterinae), 94.22 *Peras fenestratum* (Liopterinae); 94.23 Habitus. 94.24 Filogenia de Figitidae (modificada de Ronquist 1999). 5tg = quinto tergo abdominal; 6tg = sexto tergo abdominal; an = ánulo; mi = impresión mesopleural; lc = carena lateroventral de la mesopleura; ldp = proceso laterodorsal del escudelo; lpc = carena lateral pronotal; mps = surco metapleural; mpt = triángulo mesopleural; nu = nuca; pc = cresta pronotal.

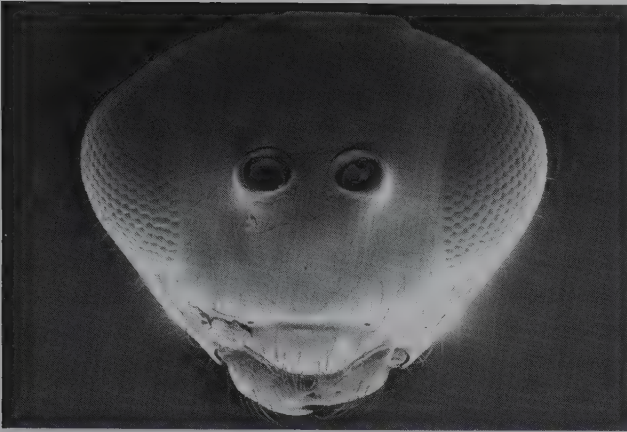


Figura 94.25

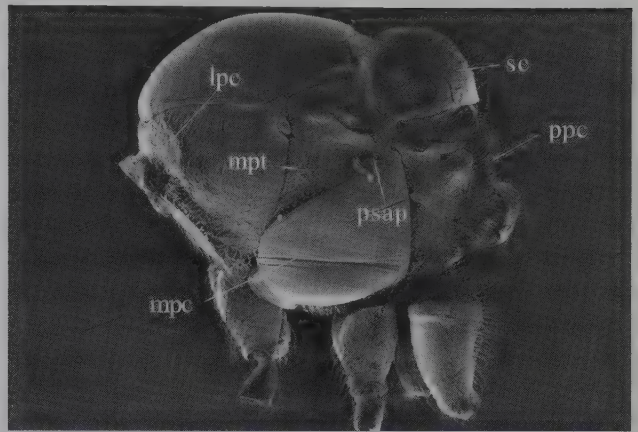


Figura 94.26

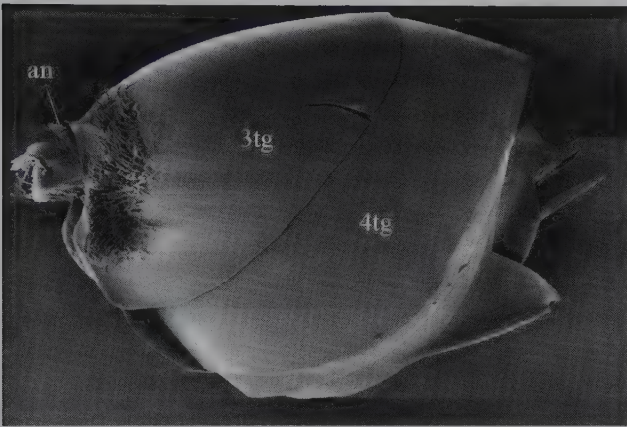


Figura 94.27



Figura 94.28

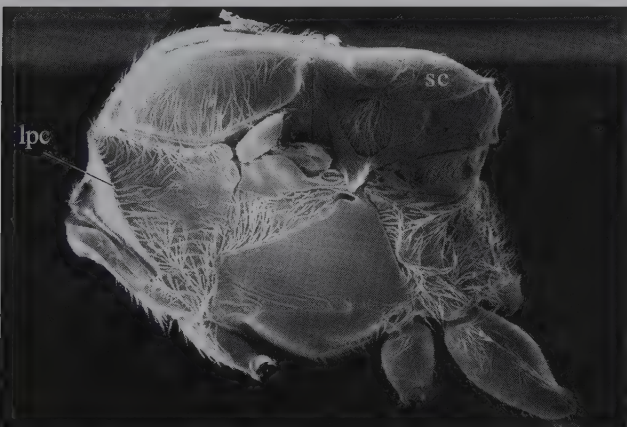


Figura 94.29

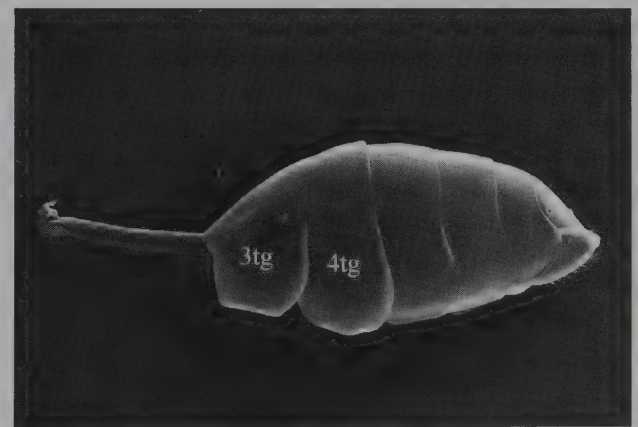


Figura 94.30

Figuras 94.25-94.30 Fotografías SEM de Figitidae: **94.25-94.27** *Phaenoglyphis villosa* (Charipinae: Alloxytini): **94.25** Cabeza en vista anterior, **94.26** Mesosoma en vista lateral, **94.27** Metasoma en vista lateral; **94.28-94.30** *Anacharis eucharoides* (Anacharitinae): **94.28** Cabeza en vista anterior, **94.29** Mesosoma en vista lateral, **94.30** metasoma en vista lateral. **3tg** = tercer tergo abdominal; **4tg** = cuarto tergo abdominal; **an** = ánulo; **lpc** = carena lateral pronotal; **mpc** = carena mesopleural; **mpt** = triángulo mesopleural; **psap** = hoyuelo subalar posterior; **ppc** = carena lateral propodeal.

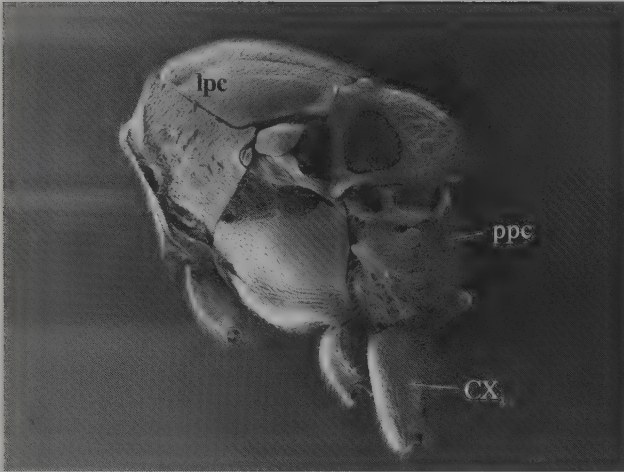


Figura 94.31

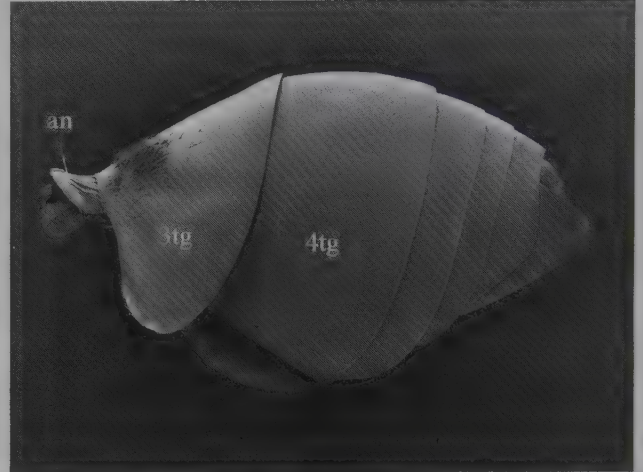


Figura 94.32

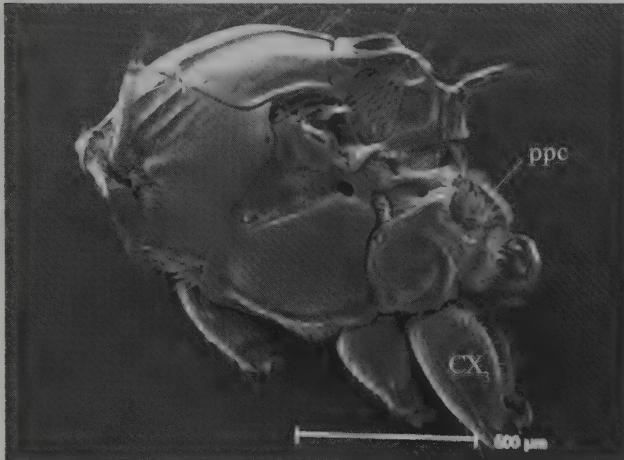


Figura 94.33

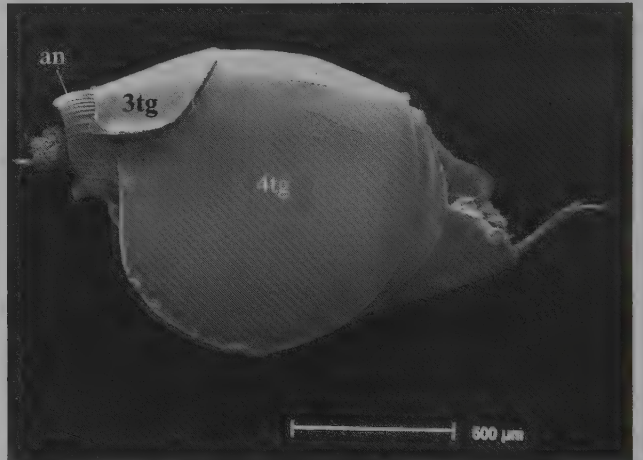


Figura 94.34

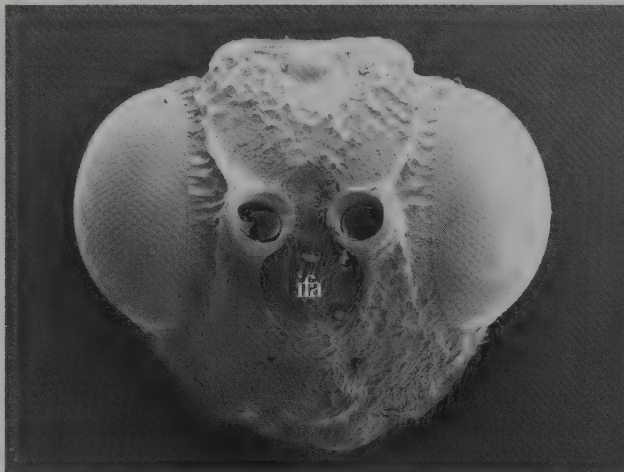


Figura 94.35

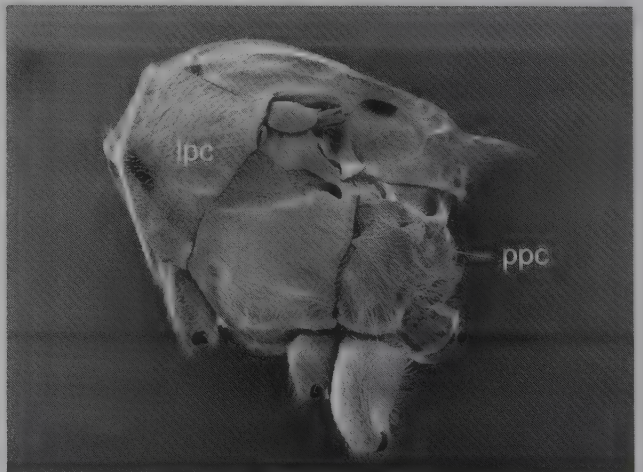


Figura 94.36

Figuras 94.31-94.36 Fotografías SEM de Figitidae: **94.31-94.34** Figitidae: Figitinae: **94.31-94.32** *Melanips opacus*: **94.31** Mesosoma en vista lateral, **94.32** Metasoma en vista lateral; **94.33-94.34** *Neralsia* sp.: **94.33** Mesosoma en vista lateral; **94.34** Metasoma en vista lateral; **94.35-94.36** *Aspicerca scutellata* (Aspicerinae): **94.35** Cabeza en vista anterior, **94.36** Mesosoma en vista lateral. **3tg** = tercer tergo abdominal; **4tg** = cuarto tergo abdominal; **an** = ánulo; **cx3** = tercera coxa; **lpc** = carena lateral pronotal.

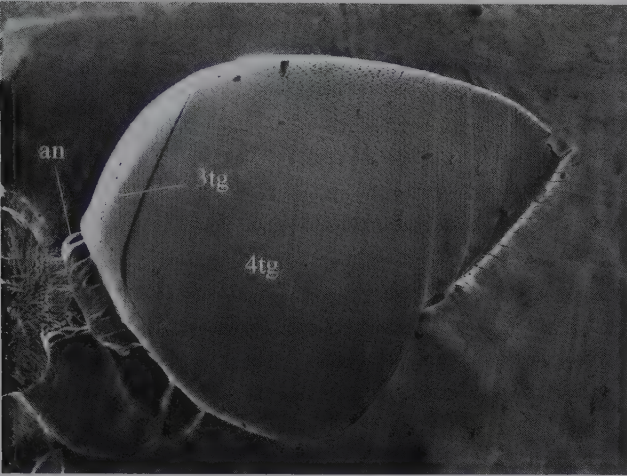


Figura 94.37

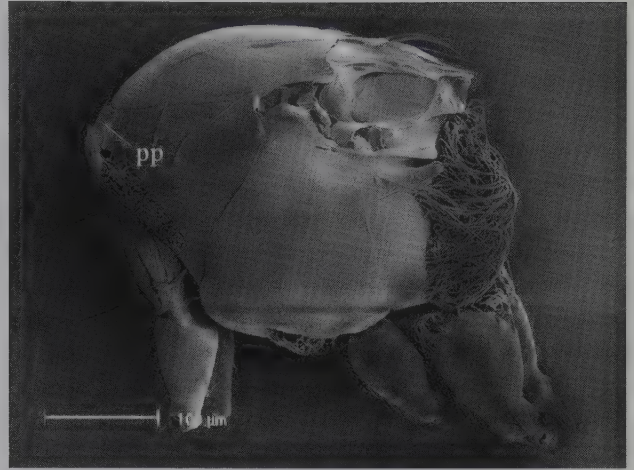


Figura 94.38

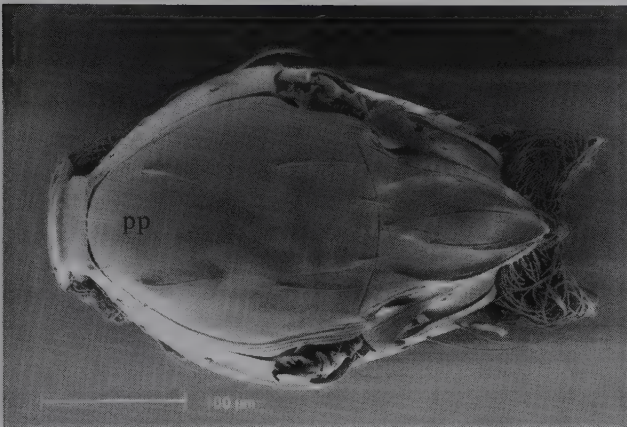


Figura 94.39

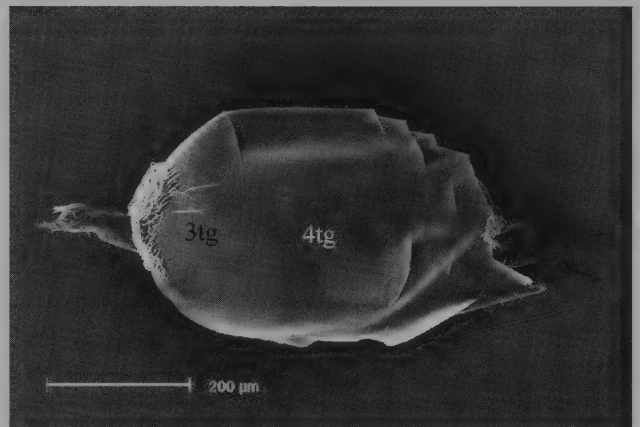


Figura 94.40

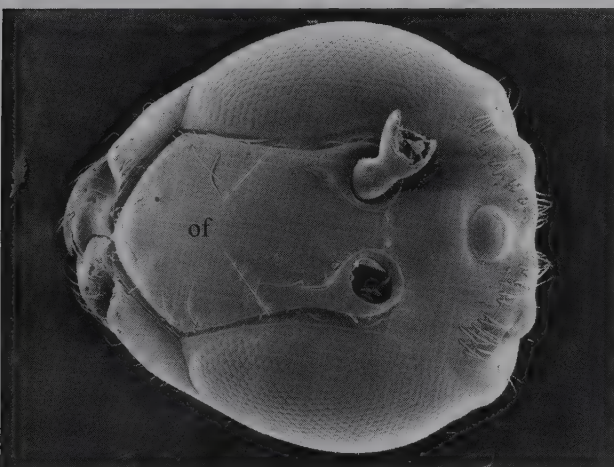


Figura 94.41



Figura 94.42

Figuras 94.37-94.42 Fotografías SEM de Figitidae: **94.37** *Aspicera scutellata* (Aspicerinae), metasoma en vista lateral; **94.38-94.40** *Thoreauella* sp. (Emargininae): **94.38** Mesosoma en vista lateral, **94.39** Mesosoma en vista dorsal, **94.40** Metasoma en vista lateral; **94.41-94.42** Figitidae: Eucoilinae: **94.41** *Tropideucoila rufipes*, cabeza en vista anterior, **94.42** *Trybliographa rapae*, cabeza en vista anterior. **an** = ánulo; **of** = surco orbital; **pp** = placa pronotal.

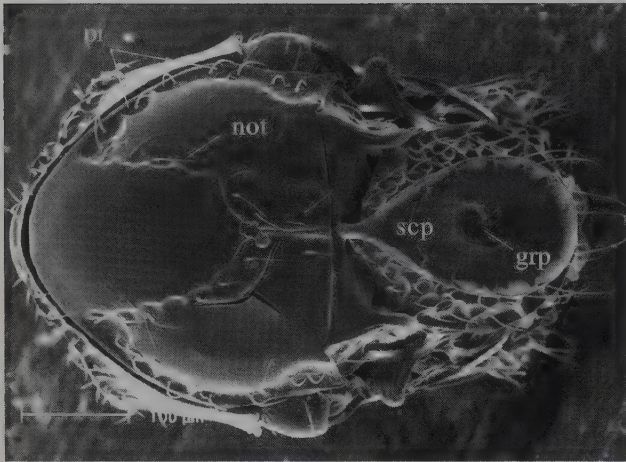


Figura 94.43

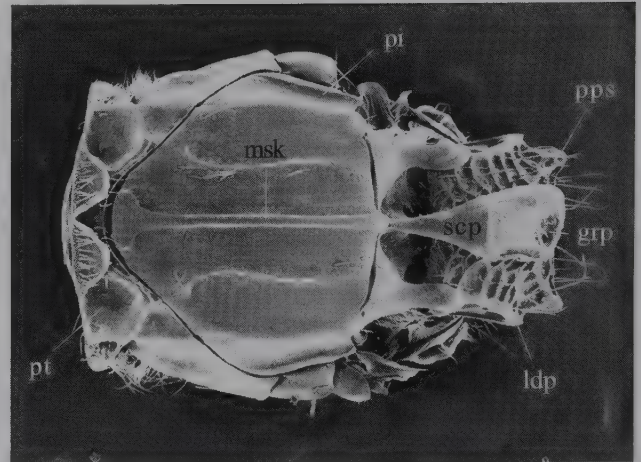


Figura 94.44

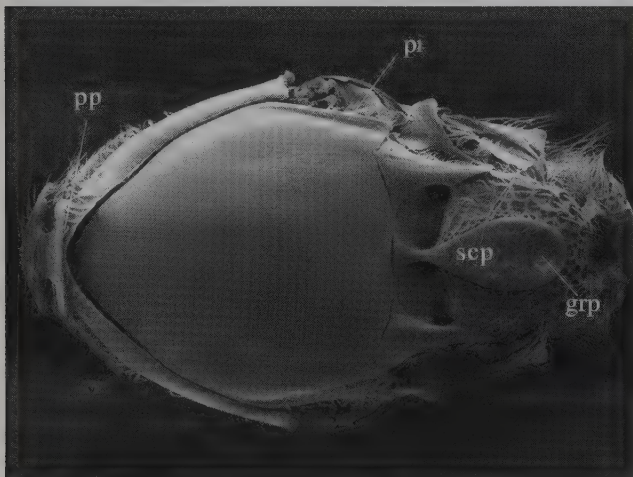


Figura 94.45

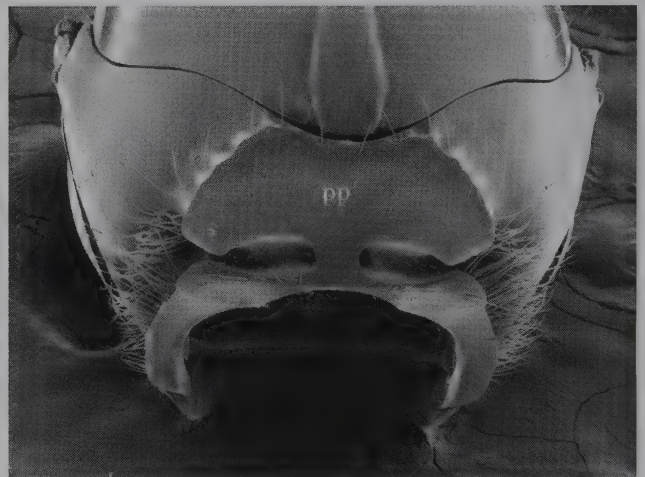


Figura 94.46



Figura 94.47

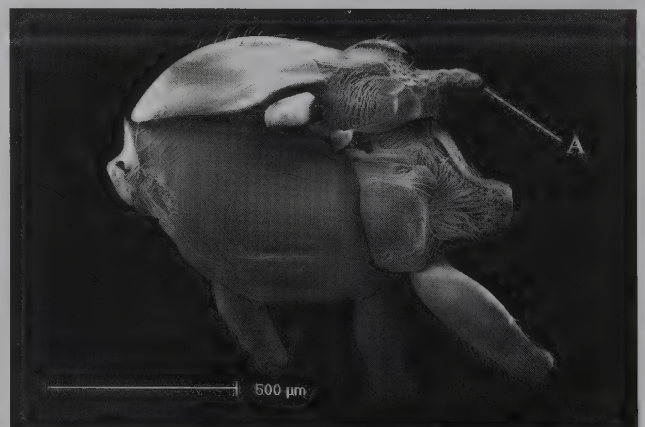


Figura 94.48

Figuras 94.43-94.48 Fotografías SEM de Figitidae: Eucoilinae: **94.43** *Gronotoma* sp., mesosoma en vista dorsal; **94.44** *Tropideucoila rufipes*, mesosoma en vista dorsal; **94.45** *Trybliographa rapae*, mesosoma en vista dorsal; **94.46** *Zaeucoila* sp., mesosoma en vista anterodorsal; **94.47** *Dieucoila* sp., mesosoma en vista lateral; **94.48** *Odonteucoila chapadae*, mesosoma en vista lateral. A = proceso posterior escudelar, grp = hoyuelo glandular, ldp = proyección latero-dorsal, msk = quilla mesoscutal, not = notaulo, pi = impresión parascudal, pp = placa pronotal, pps = proyección posterior del escudelo; pt = triángulo pronotal, scp = placa escudelar.



Figura 94.49

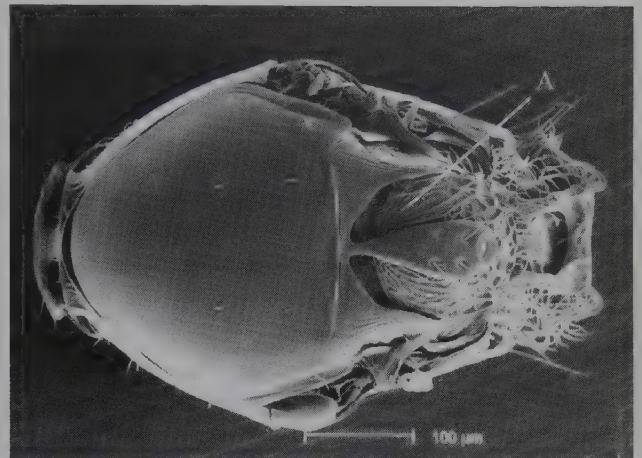


Figura 94.50

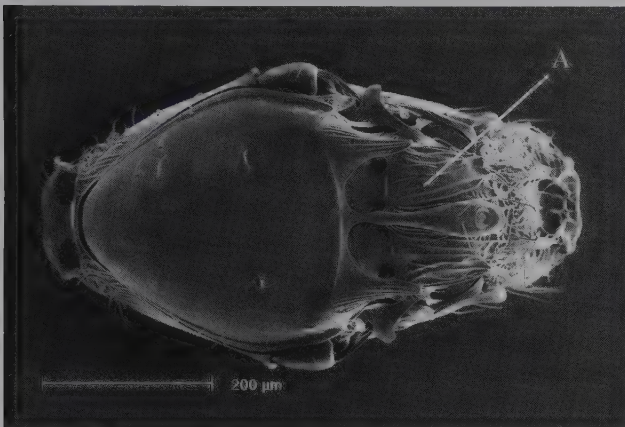


Figura 94.51

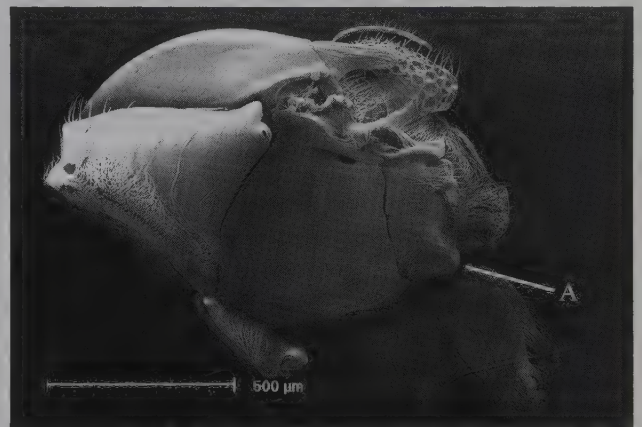


Figura 94.52

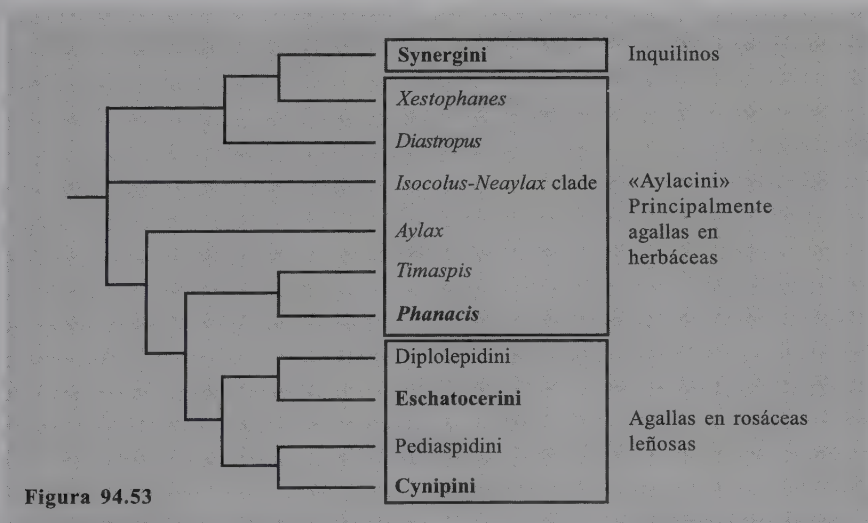


Figura 94.53

Figuras 94.49-94.53: 94.49-94.52 Fotografías SEM de Figitidae: Eucilinae: 94.49 *Odontosema anastrephae*, mesosoma en vista dorsal; A = margen escudelar posterior bifurcada; 94.50 *Hexacola* sp., mesosoma en vista dorsal; A = disco escudelar estriado; 94.51 *Kleidotoma doli-chocera*, mesosoma en vista dorsal; A = disco escudelar estriado; 94.52 *Trybliographa rapae*, mesosoma en vista lateral; A = margen posteroventral de la metapleura desprovista de sedas; 94.53 Filogenia de Cynipidae (modificada de Liljeblad y Ronquist 1998). Algunos géneros europeos de Aylacini omitidos; taxones presentes en Sudamérica (en negrita). La tribu Pediaspidini podría estar representada en Sudamérica por *Paraulax*, que se excluye de la tribu Cynipini. *Diastrophus* y Diplolepidini no se han coleccionado en Centro o Sudamérica pero su presencia es probable.

y tratada por otros variadamente como una subfamilia monotípica en Cynipidae o en Figitidae, recientemente se ha mostrado muy anidada dentro de los cinípidos inductores de agallas y ahora ha sido incluida en la tribu cinípida Pediastipidini (Liljeblad y Ronquist 1998; Ronquist 1999). Para más detalles, se puede consultar la reciente revisión hecha por Ronquist (1999).

Tamaño y biología

Los Cynipoidea consisten en casi 3.000 especies descritas en 224 géneros (Ronquist 1999). La superfamilia se divide en cinco familias monofiléticas putativas: los Austrocynipidae, Ibalidae, Liopteridae, Figitidae y Cynipidae. Los Cynipidae comprenden las avispas fitófagas de las agallas; la mayoría de estos son inductores de agallas pero algunos de ellos se desarrollan como inquilinos alimentándose sobre el tejido vegetal dentro de las agallas de otras especies de cinípidos. Los miembros de las otras familias están tan lejos de conocerse actualmente, como lo están todos los insectos parásitos.

Ellos se desarrollan inicialmente como cenobiontes endoparasitoides pero invierten los últimos uno o dos *instares* alimentándose externamente sobre los restos del hospedero. Atacan exclusivamente larvas de insectos endopterigotos, usualmente como parásitos primarios.

En términos de muchos caracteres morfológicos, los cinipoideos caen en dos grupos: los «macrocinipoideos» y los «microcinipoideos». Los macrocinipoideos (Austrocynipidae, Ibalidae y Liopteridae) (Figura 94.2) son relativamente típicos insectos grandes que se desarrollan como parasitoides de larvas de insectos barrenadores de madera, ramitas o conos. Los microcinípidos (Figitidae y Cynipidae) son típicamente insectos pequeños (Figura 94.3). El mesosoma es más alto y más compacto y el metasoma es característicamente corto, de tal manera que las alas se proyectan más allá de su ápice.

La familia Austrocynipidae (un género monotípico de Australia) comprende avispas parasitoides de larvas de Lepidoptera en conos de *Araucaria*. Ibalidae (un género y 19 especies de la Región Holártica), parasita larvas de Siricidae en madera. En Liopteridae (con 10 géneros y 170 especies, especialmente tropicales), hay ataque a larvas de coleópteros en madera o en ramitas. Cynipidae es una familia grande (77 géneros y 1.400 especies, principalmente holárticas) con formas fitófagas inductoras de agallas o inquilinas. Finalmente Figitidae, la otra familia grande (132 géneros y 1.400

especies en todo el Mundo) con avispas mayormente parasitoides de larvas de Diptera, y también larvas de Hymenoptera y Neuroptera.

Actualmente está disponible para el público una gran base de datos digital de microfotografías electrónicas de alta resolución, de cinipoideos representativos. Esta base de datos constituye una colección de referencia muy útil de cinipoideos correctamente determinados, los cuales también complementan las claves en este capítulo. El URL de la base de datos de imágenes es <http://morphbank.net>.

Las claves que se presentan a continuación se refieren consistentemente a los segmentos metasomales por sus verdaderos números de segmento abdominal. Debido a que el primer segmento abdominal (el propodeo) está incorporado en el mesosoma, y el segundo segmento forma un pecíolo pequeño e inconspicuo en cinipoideos, el primer segmento metasomal aparente (grande) es el tercer segmento abdominal (Figuras 94.13-94.14). En muchas otras claves publicadas para cinipoideos, los segmentos metasomales se numeran comenzando por el pecíolo, o comenzando en el segmento después del pecíolo. Es común entre los cinipoideos que el tergo anterior (tergo abdominal 3 hasta 4 o 3 hasta 5) esté fusionado en un sintergo. Una de las mejores formas de identificar correctamente los tergos es iniciar el conteo por el extremo posterior. El octavo tergo es el único tergo con espiráculo funcional, y los posteriores son casi siempre visibles excepto en especímenes secos donde el abdomen ha colapsado en su totalidad, de tal manera que la parte posterior del metasoma está completamente oculta por los tergos anteriores.

La clave para familias no incluye la especie endémica australiana *Austrocynips mirabilis*, la única representante de la familia Austrocynipidae. Esta especie se conoce solamente de tres especímenes hembra de conos de *Araucaria* en Australia tropical. Puede ser concebible que la familia se encuentre en el sur de Sudamérica. Estas avispas son fácilmente distinguibles de todos los demás cinipoideos por la presencia de un gran pterostigma, entre muchos otros caracteres (Riek 1971; Ronquist 1995b; Ronquist 1999). Las familias Figitidae y Cynipidae son difíciles de separar a menos que se cuente con considerable experiencia; las subfamilias figítidas y las tribus cinípidas son fáciles de identificar. Si se conoce, la biología es una guía rápida: todos los cinípidos están asociados con agallas mientras que relativamente pocos figítidos lo están. Además de esto, los cinípidos son relativamente menos diversos en el Neotrópico en comparación con los figítidos. No obstante, el principiante puede encontrar este dato de utilidad en el manejo de especímenes dudosos en las claves de Cynipidae y Figitidae.

Clave para las familias de Cynipoidea del Nuevo Mundo

- 1** Mesoscudo con escultura rugosa; foveada, o con crestas transversas prominentes, o ambas (Figuras 94.2, 94.18, 94.19); cresta pronotal distinguible (Figuras 94.2, 94.18, *cp*) presente; avispa grande, 5 a 30 mm en longitud, usualmente más de 10 mm; tergo metasomal más largo de la hembra, en vista lateral, usualmente el quinto, sexto, o séptimo abdominal (Figuras 94.2, 94.20-94.22). [Raramente colectados; parasitoides de insectos perforadores de madera] **2**
- Mesoscudo liso o con escultura ligera, sin crestas fuertes transversas o foveas, pero algunas veces con crestas transversas irregulares más débiles (Figuras 94.3, 94.26, 94.29, 94.31, 94.33, 94.36, 94.38); cresta pronotal usualmente ausente (Figuras 94.3, 94.26, 94.29, 94.31, 94.33, 94.36, 94.38); avispa pequeña, 1 a 6 mm en longitud; tergo metasomal más grande de ambos sexos, en vista lateral, el tercero o cuarto abdominal, o el tercero hasta el cuarto o el tercero hasta el quinto fusionados (Figuras 94.13 - 94.14, 94.27, 94.30, 94.32, 94.34, 94.37, 94.40) **3**
- 2(1)** Celda marginal al menos 9 veces tan larga como ancha (Figuras 94.2, 94.6); pronoto lateralmente sin escultura foveada (Figura 94.2); fémur posterior corto, casi tan largo como la coxa posterior (Figura 94.15); tibia posterior mucho más larga que el fémur posterior (Figura 94.15); tarso posterior con tarsómero 1 dos veces tan largo como la longitud de los tarsómeros 2-5 combinados (Figura 94.15); metasoma fuertemente comprimido lateralmente, como una aspa o pala (en formas sudamericanas); en ambos sexos el tergo más largo es el séptimo abdominal (Figura 94.2); introducido en Sudamérica **Ibaliidae**
- Celda marginal como máximo 6 veces tan larga como ancha; pronoto lateralmente con al menos alguna escultura foveada (Figura 94.18); fémur posterior mucho más largo que la coxa posterior; tibia posterior ligeramente más corta que la coxa posterior (Figura 94.16); tarso posterior con tarsómero 1 no tan largo como la longitud combinada de los tarsómeros restantes en formas sudamericanas (Figura 94.17); metasoma menos fuertemente comprimido, lateralmente comprimido y más redondeado en vista lateral en formas sudamericanas (Figuras 94.20-94.22); usualmente el tergo más largo es el quinto o sexto abdominal en hembras y el cuarto o quinto en machos; habitus en la Figura 94.23 **Liopteridae**
- 3(1)** Mesoscudo usualmente con microescultura que lo hace opaco; ala anterior con trazo más interno (proximal) de la vena *Rs+M* apuntando a la mitad de la «vena basal» (la aparente vena transversa formada por porciones de *Rs* y *M*) (Figura 94.4); el tergo más largo es el tercero abdominal (formas fabricantes de agallas; Figura 94.14) o el cuarto abdominal; en el último caso, el cuarto abdominal está usualmente fusionado con el tercero; inquilinos; en Sudamérica asociados con agallas sobre *Quercus*, *Nothofagus*, *Acacia*, *Prosopis*, y *Hypochoeris*; posiblemente también *Rubus* y *Rosa* **Cynipidae**
- Mesoscudo usualmente brillante (excepciones se presentan en Thrasorinae, *Melanips*, Figitinae y Aspicerinae entre formas sudamericanas); ala anterior con trazo más interno (proximal) de la vena *Rs+M*, si presente, apuntando a la unión de la «vena basal» con *M+Cu* (Figura 94.5); la vena *Rs+M* algunas veces más o menos completamente ausente (Figura 94.7); el tergo más largo usualmente es el cuarto abdominal (Figuras 94.32, 94.34, 94.37, 94.40), o el tercero hasta el cuarto o tercero hasta el quinto fusionados (excepciones en algunos Charipinae, Figura 94.27 y Anacharitinae, Figura 94.30, entre formas sudamericanas) **Figitidae**

CAPÍTULO 95

Familia Ibalidae

F. Ronquist y Z. Liu

Diagnosis

Cinipídeos grandes (10-30 mm), muy esclerotizados con mesonoto que presenta crestas transversales y una cresta pronotal prominente. La mayoría similares a los lioptéridos pero fácilmente distinguibles de ellos por una serie de caracteres. La cresta pronotal está cortada medialmente en los ibálidos pero nunca en los lioptéridos. El área pronotal dorsal (detrás de la cresta pronotal) es más ancha en los ibálidos que en los lioptéridos. Los lioptéridos poseen esculturación claramente foveada, sobre la superficie lateral del pronoto y sobre la superficie dorsal del escudelo; esta escultura se pierde en los ibálidos. Todos los ibálidos poseen un profundo surco femoral sobre la mesopleura; este surco se pierde en los lioptéridos, los cuales en cambio tienen una impresión horizontal, bastante superficial pero amplia, sobre la mesopleura (Figura 94.18, mi); la celda marginal es extremadamente larga en los ibálidos (Figura 94.6) pero más corta en los lioptéridos, aunque los lioptéridos frecuentemente presentan una celda marginal más alargada que el resto de los microcinipídeos. Las proporciones de las patas posteriores son diferentes. Los ibálidos tienen un metafémur singularmente corto, escasamente más largo que la meta-

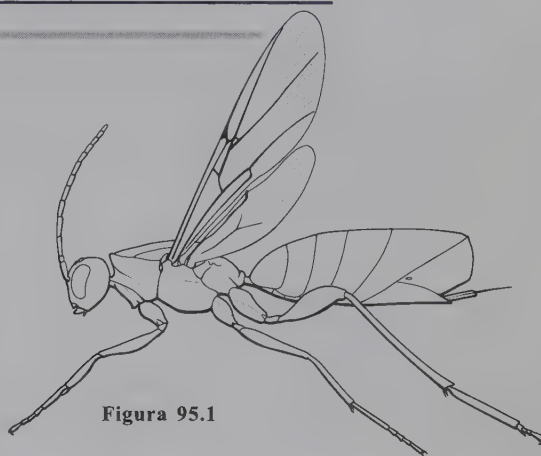


Figura 95.1

coxa y, excepto por *Eileenella*, un primer tarsómero extremadamente largo, dos veces tan largo como la longitud combinada de los tarsómeros 2 a 5 (Figura 94.15). Los lioptéridos presentan un fémur mucho más largo pero con una tibia singularmente corta, más corta que el fémur (Figura 94.16). El primer tarsómero del metatarso es usualmente mucho más corto (Figura 94.16) e incluso en los casos extremos este nunca es dos veces tan largo como la longitud combinada de los tarsómeros 2-5; el esclerito metasomal más grande en los ibálidos es el séptimo abdominal, pero el tercero, cuarto, quinto o sexto en los lioptéridos. El metasoma del único género sudamericano conocido, *Ibalia*, está fuertemente comprimido lateralmente y con forma de espada en vista lateral, especialmente en hembras (Figura 94.2). Una descripción detallada de la morfología de *Ibalia rufipes* se encuentra en Ronquist y Nordlander (1989). Habitus en la Figura 95.1.

Clasificación y distribución

Ibalidae comprende tres géneros y 19 especies (Liu y Nordlander 1994): el género *Ibalia*, ampliamente holártico, *Heteribalia*, del este del Paleártico y Asia, y *Eileenella*, de Nueva

Guinea. Aunque *Eileenella* (Fergusson 1992; Kovalev 1994) y *Heteribalia* (Weld 1952) han sido previamente ubicados en Liopteridae, los tres géneros ibálidos comparten varias características apomórficas no presentes en Liopteridae s. str., por ejemplo el metafémur corto y el séptimo tergo abdominal grande (Ronquist 1995a, b; Nordlander et al. 1996).

El género *Ibalia* (Figura 94.2) está dividido en dos subgéneros: *I. (Ibalia)*, el cual parasita Siricinae en coníferas, e *I. (Tremibalia)*, el cual parasita Tremicinae (Siricidae) en maderas duras (Nordlander *et al.* 1996). Ambos subgéneros se encuentran en Norteamérica pero solamente *I. (Ibalia) ruficollis* se extiende hacia México (Liu y Nordlander 1992). Es posible que estas especies, y varias otras cercanamente relacionadas y conocidas del sur de los Estados Unidos, puedan encontrarse en el sur siguiendo la distribución natural de Pinaceae hasta el norte de Nicaragua. *Ibalia (I). leucospoides* ha sido aparentemente introducida en Sudamérica junto con su hospedero, *Sirex noctilio*. Este se ha registrado en Brasil y probablemente en Argentina y Chile (S. M. Ovruski, comunicación personal).

Biología

Las especies de *Ibalia* son cenobiontes endoparasitoides de avispa sierra perforadoras de madera de la familia Siri-

cidae (Chrystal 1930; Cameron 1965; Spradbery 1970c).

Importancia económica

Varias especies de *Ibalia* han sido introducidas en Australia y Nueva Zelanda para control biológico de sirícidos (consultar Liu y Nordlander 1994, para una revisión). Su papel en el control de poblaciones de *Sirex noctilio* en Sudamérica no ha sido estudiado. En Chile, los investigadores han iniciado un programa de control biológico de *Tremex fuscicornis* usando *Ibalia jakowlewi* (P. Parra, comunicación personal).

Identificación

Liu y Nordlander (1994) proporcionan claves para los géneros y especies del mundo.

Familia Liopteridae

F. Ronquist y Z. Liu

Diagnosis

Avispas grandes (5-15 mm), toscamente esculpturadas, parecidas a los ibálidos pero más fácilmente separadas de estas últimas por los caracteres discutidos anteriormente en Ibaliidae. Habitus en la Figura 96.1.

Ronquist (1995a) propone 12 autoapomorfias para la familia: (1) Escultura foveada en la superficie lateral del pronoto y la superficie dorsal del escudelo (Figuras 94.18-94.19); (2) acetábulo más o menos vertical, dividido por una quilla mediana fuerte en dos surcos para las procoxas, carena acetabular describiendo una forma de w; (3) surcos metapleurales alcanzan la margen anterior metapectal arriba de la altura media de la margen (Figura 94.18, mps); (4) procesos intermetacoxales presentes; (5) carena pronotal lateral alcanza la margen pronotal levantada (Figura 94.18, lpc); (6) proceso laterodorsal del escudelo presente (Figuras 94.18-94.19, ldp); (7) carena lateroventral del mesopecto presente (Figura 18, lc); (8) nuca larga

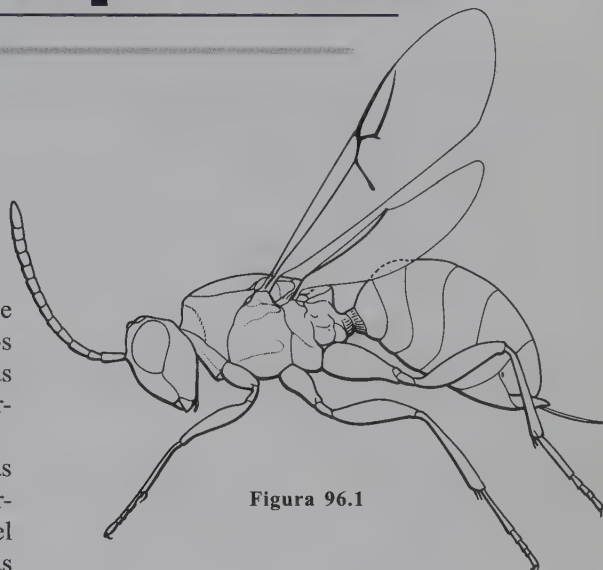


Figura 96.1

(Figura 94.18, nu); (9) metatibia más corta que el metafémur (Figura 94.16); (10) anillo peciolar completo, partes tergal y esternal fusionados sin trazo de una sutura (Figuras 94.20-94.22); (11) carena occipital presente; (12) impresión mesopleural presente (Figura 94.18; mi).

Particularmente los caracteres 1, 3, 9 y 12 son útiles en el diagnóstico de la familia (el género monotípico *Mesocynips* del sudeste de Asia es excepcional en los caracteres 1 y 3. Liu 2001).

Clasificación y distribución

Los Liopteridae comprenden 11 géneros y 170 especies conocidas, aunque menos de la mitad de estas han sido descritas (Ronquist 1995a). La mayoría de las especies están representadas por muy pocos especímenes, sugiriendo que solamente ha sido colectada una pequeña fracción de la fauna mundial total. Los lioptéridos se encuentran principalmente en las regiones tropical y subtropical del mundo, con especies aisladas en Australia, este de Asia y norte de América.

Ronquist (1995a) divide la familia en cuatro subfamilias: Mayrellinae (3 géneros, amplia distribución), Dallatorrellinae (2 géneros, Australia y Asia), Oberthuerellinae (3 géneros, Africa), y Liopterinae (3 géneros, Neotrópico). Dos géneros de Mayrellinae tienen lugar en el Nuevo Mundo, *Kiefferiella* en el oeste de Norteamérica (Ronquist 1995a) y el ampliamente distribuido *Paramblynotus* (casi 91 especies conocidas) con tres especies cercanamente relacionadas en el Nuevo Mundo, se encuentra desde el sur de Texas hasta el sudeste de Brasil y el norte de Argentina (Liu *et al.*, datos no publicados). Liopterinae comprende *Liopteron* (8 especies descritas, incluyendo

aquellas formalmente ubicadas en *Plastibalia*), *Peras* (11 especies descritas y 3 no descritas), y *Pseudibalia* (12 especies descritas y 13 no descritas). De esta manera, en América tropical hay dos subfamilias, cuatro géneros, y casi 50 especies.

Biología

Los datos disponibles indican que los Liopteridae son parasitoides de larvas de coleópteros perforadores de madera, tales como Buprestidae y Cerambycidae. En Argentina, «*Paramblynotus zonatus*» ha sido colectada sobre un leño de *Nectandra* sp. (Lauraceae) infectado por el cerambícido *Oncideres* (Díaz 1973). En Costa Rica, una especie de *Liop- teron* fue observada examinando una rama caída de *Penta-*

clethra macroloba (Fabaceae) (H. Hespénheide, comunicación personal).

Identificación

Ronquist (1995) proporciona una clave para los géneros del mundo. Hedicke y Kerrich (1940) revisan las especies de Liopterinae y Liu (2001) revisa la subfamilia Dallatorrellinae, pero la mayoría de las especies aún están sin describir, de tal manera que algunos niveles de especie deben ser usados con precaución, y la identificación fiable de especies usualmente no es posible sin el acceso al material tipo. Los cuatro géneros que se encuentran en América tropical se pueden distinguir con la siguiente clave.

Clave para los géneros neotropicales de Liopteridae

- 1 Pecíolo no o escasamente más largo que ancho, unido horizontalmente al resto del metasoma (Figura 94.20); uñas tarsales simples; Mayrellinae ***Paramblynotus***
- Pecíolo al menos dos veces tan largo como ancho medialmente y unido tangencialmente al metasoma restante en su curvatura dorsal (Figuras 94.21-94.22); uñas pro- y mesotarsal con lóbulo basal lamelado; Liopterinae **2**
- 2(1) Mesoscudo con costas transversas cercanamente ubicadas, al menos medialmente (Figura 94.19); antenas nunca ensanchadas apicalmente; cuerpo del pecíolo no separado del bulbo articular anteriormente por un collar distinguible; longitud del cuerpo usualmente más grande de 9.5 mm ***Liop- teron***
- Mesoscudo con costas menos cercanamente ubicadas; antenas ligera a claramente ensanchadas hacia el ápice; el cuerpo del pecíolo anteriormente separado del bulbo articular por un collar distinguible (Figuras 94.21- 94.22); longitud del cuerpo menor de 9.5 mm **3**
- 3(1) Superficie lateral del pecíolo con área amplia, ligeramente impresa y ensanchada posteriormente (Figura 94.21), superficie dorsal con cresta mediana; escudelo sin procesos posteriores; metasoma con tergos 3 o 4 con talla moderadamente reducida (Figura 94.21) ***Peras***
- Superficie lateral del pecíolo con varios surcos profundos y estrechos (Figura 94.22), superficie dorsal con un surco medio, ocasionalmente con una carena media débil, corta; escudelo con un par de procesos posteriores pequeños pero visibles o metasoma con tergos abdominales 3 y 4 muy reducidos (Figura 94.22) ***Pseudibalia***

Familia Figitidae

M. Buffington y F. Ronquist

Diagnosis

Microcinipoideos parasitoideos inherentemente difíciles de separar morfológicamente de los Cynipidae fitófagos, la otra familia de microcinipoideos. En algunos aspectos, son más fáciles de diagnosticar las tribus cinípidas y las subfamilias de Figitidae que las mismas familias Cynipidae y Figitidae. Ronquist (1999) lista tres sinapomorfias que apoyan la monofilia de Figitidae: (1) tercer tergo abdominal con una margen posterior oblicua; (2) ovipositor con una articulación secundaria; y (3) la posición de la vena Rs + M (dirigida hacia el final posterior más que hacia la mitad de la vena basal). El primer carácter (tercer tergo oblicuo) es algo problemático porque también se presenta en unos pocos cinípidos inductores de agallas, primariamente provocadores de agallas en hierbas; así la naturaleza apomórfica de la Figitidae posee un manto de duda. El segundo carácter (articulación en el ovipositor) parece ser la única sinapomorfia para los Figitidae, la cual está presente en todos los representantes de la familia examinados y no se encuentra en ningún otro Cynipoidea. El soporte crítico para su estatus como sinapomorfia se documenta en su presencia en Parnipinae, grupo hermano putativo de todos los demás figítidos (Ronquist y Nieves-Aldrey 2001). No obstante, han sido examinados relativamente pocos figítidos en busca de este carácter hasta la fecha, e incluso si este se mantiene como una sinapomorfia de Figitidae sin reversiones secundarias, no es un carácter muy útil para identificación de familias porque requiere disección en hembras. El estado del tercer carácter (vena Rs + M) es difícil de determinar en muchos Figitidae porque la vena Rs+M es basalmente débil. Sin embargo, taxones críticos (Parnipinae, Thrasorinae) tienen

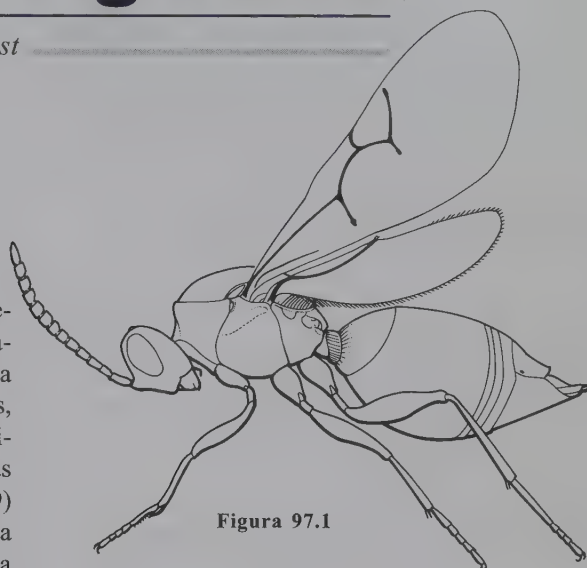


Figura 97.1

claramente expresado el estado apomórfico en su venación alar. Habitus en la Figura 97.1.

Afortunadamente hay varios caracteres diagnósticos adicionales que pueden utilizarse para separar la mayoría de los cinípidos y figítidos. Por ejemplo, la mayoría de los Figitidae tienen un mesoscudo brillante (excepciones en Parnipinae, algunos Thrasorinae y Charipinae, *Melanips* [Figitinae] y *Aspicerinae*) mientras casi todos los cinípidos presentan un mesoscudo opaco debido a su microescultura coriácea. Los cinípidos inductores de agallas tienen típicamente una celda marginal abierta mientras la mayoría de cinípidos inquilinos y muchos Figitidae tienen la celda marginal cerrada. La mayoría de los cinípidos carecen de la carena lateral pronotal, siendo la excepción más notable el complejo de inquilinos *Synergus*; con frecuencia, la placa pronotal anterior de los cinípidos está incompletamente definida en su parte lateral o incluso ausente (muchos inductores de agallas en hierbas, avispa de las agallas en roble) pero cuando está completamente definida (inquilinos y muchos fabricantes de agallas en hierbas), esta nunca se levanta por encima del resto del pronoto. Figitidae tiene frecuentemente una carena pronotal lateral prominente (Figuras 94.26, 94.29, 94.31, 94.33,

94.36, lpc) o una placa pronotal bien definida y fuertemente levantada (emargininos y eucoilinos; Figuras 94.38, 94.46, pp). El tergo metasomal más grande usualmente es el cuarto abdominal en Figitidae (Figuras 94.32, 94.34, 94.37, 94.40) pero ocasionalmente el tercero (Parnipinae; algunos charipinos, anacharitininos y trasorinos; Figuras 94.27, 94.30). En cinípidos inductores de agallas, el tergo metasomal más grande es el tercero abdominal (Figura 94.14); en cinípidos inquilinos (Synergini), sin embargo, el tergo más grande es el cuarto abdominal, el cual está típicamente fusionado con el tercero (Figura 94.13).

Clasificación y distribución

Los Figitidae son cosmopolitas, con 133 géneros y cerca de 1.400 especies descritas. Es la familia de cinipoideos más rica y abundante. Relativamente pocos estudios taxonómicos han sido conducidos sobre la diversa fauna tropical y es probable que haya sido descrita solamente una pequeña fracción de las especies del mundo.

Ronquist (1999) divide los Figitidae en nueve subfamilias (véase más abajo) y proporciona autoapomorfias que soportan la monofilia de ocho de éstas. La subfamilia problemática es Figitinae, que es probablemente parafilética en relación con otras cuatro subfamilias, Pycnostigminae, Eucoilinae, Emargininae y Aspicerinae. Hasta que las relaciones filogenéticas se estudien con más detalle, sin embargo, el grupo es clasificado como una sola subfamilia. Siete de las nueve subfamilias están presentes en América tropical; las subfamilias más pequeñas, Parnipinae y Pycnostigminae, están ausentes.

Biología

En relación con su biología, los Figitidae son ubicados en tres grupos: los habitantes de las agallas (Parnipinae y Thrasorinae), los cuales son probablemente parasitoides de cinípidos y larvas calcidoideas, las formas asociadas con parasitoides himenópteros o depredadores neurópteros en comunidades de áfidos y psíllidos (Anacharitinae y Charipinae), y los parasitoides de larvas de Diptera (Figitinae, Eucoilinae y Aspicerinae, probablemente también Pycnostigminae y Emargininae), usualmente atacando larvas en desarrollo dentro de plantas o en materia orgánica en descomposición. Los Aspicerinae y *Melanips* (Figitinae) forman un conector entre los últimos grupos pues atacan larvas de Diptera depredadoras de áfidos. En un análisis preliminar de relaciones superiores entre Figitidae, Ronquist

(1999) encuentra una correlación entre la filogenia y estos tres grupos biológicos: las formas asociadas a agallas constituyen los linajes de Figitidae más primitivos, las formas asociadas primitivamente con comunidades de áfidos forman un grupo intermedio, mientras que los parasitoides de Diptera forman un clado monofilético profundamente anidado con los parasitoides de depredadores de áfidos como miembros basales (Figura 94.24). Se proporcionan más detalles relacionados con la biología al interior de cada subfamilia.

Identificación

En general, los Figitidae son difíciles de identificar. Parte del problema es que solamente se conoce una pequeña fracción de la fauna total y que las circunscripciones genéricas no se han trabajado en su mayor parte, dejando una cantidad de taxones descritos aislados, sin relación con los demás. Las relaciones superiores solo recientemente han sido un poco más entendidas (Ronquist 1999; Ros-Farré *et al.* 2000; Fontal-Cazalla *et al.* 2002) y las escasas claves existentes para subfamilias y géneros están completamente desactualizadas.

La monografía hecha por Weld (1952) puede proporcionar alguna guía para la identificación de los géneros de Figitidae. En este capítulo, se aborda la identificación de los Figitidae a nivel de subfamilia, y cuando es posible, a nivel genérico.

La subfamilia Parnipinae (un género monotípico del Mediterráneo) comprende avispa cuyos hospederos son cinípidos inductores de agallas sobre *Papaver*. La subfamilia Thrasorinae (5 géneros y 11 especies en América y Australia) posee avispa presumiblemente con hospederos cinípidos y calcidoideos inductores de agallas. Más grande es la subfamilia Charipinae (7 géneros y 140 especies en el mundo) que ataca a braconidos y calcidoideos parasitoides de Aphidoidea y Psylloidea (Hemiptera). También es cosmopolita Anacharitinae (8 géneros y 63 especies) que prospera sobre neurópteros depredadores de áfidos. Figitinae (13 géneros y 140 especies en el mundo) medra sobre dípteros Muscomorpha en plantas o en materia orgánica en descomposición y dípteros depredadores de áfidos. Emargininae (5 géneros y 15 especies en los trópicos) está asociada con hormigas, probablemente como parasitoides de Diptera mirmecófilos. No se conoce la biología de Pycnostigminae (3 géneros monotípicos de África), aunque probablemente esté asociada a Diptera. Finalmente, Eucoilinae, gran subfamilia con 83 géneros y unas 1.000 especies en el mundo, cuyas especies atacan dípteros Muscomorpha.

Clave para las subfamilias de Figitidae en América tropical

- 1 Escudelo con una placa oval, en forma de lágrima, o alargada y elevada dorsalmente; placa equipada medialmente o posteriormente con un foso de descarga glandular (Figuras 94.43, 94.44, 94.45, grp); hembras con tergo abdominal tres a cinco, machos con tergos tres a cuatro, fusionados en un gran sintergo; la subfamilia más colectada **Eucoilinae**
- Escudelo ocasionalmente con carena elevada definiendo un área central (Figura 94.39) pero nunca con una placa elevada dorsalmente; tercer tergo abdominal solo muy raramente fusionado con el cuarto tergo, nunca fusionado con el quinto tergo (Figura 94.37, 94.40) 2
- 2(1) Carena pronotal lateral continuamente distinguible y uniformemente curva desde la región lateroventral sobre un lado, a través del dorso, hasta la región lateroventral sobre el otro lado (Figura 94.29, lpc); cabeza triangular en vista anterior, región bucal pequeña (Figura 94.28); carena lateral propodeal ausente (Figura 94.29; confrontar con Figura 94.26, ppc); escudelo liso con una carena marginal clara (Figura 94.29) o con una espina escudelar mediana de roma a conspicua; peciolo sin un collar anterior (Figura 94.30) o con un collar ventralmente y lateralmente pero no dorsalmente **Anacharitininae**
- Carena pronotal lateral, si presente, separada dorsalmente de cada una de las otras (Figuras 94.26, 94.31, 94.33, 94.36) (notese que la carena pronotal lateral no es homóloga con la margen lateral de la placa pronotal, la cual es una estructura más sinuosa anteriormente); cabeza en vista anterior aplastada o redondeada, región bucal ensanchada (Figuras 94.25, 94.35); carena propodeal lateral presente (Figuras 94.26, 94.31, 94.33, 94.36, 94.38); escudelo nunca liso con una carena marginal distinguible; peciolo por lo general, dorsalmente, con un collar (Figuras 94.27, 94.32, 94.34, 94.37, 94.40) 3
- 3(2) Mesoscudo y mesopleura lisos y brillantes (excepto por una carena horizontal mesopleural, la cual está presente algunas veces), notaulos ausentes (Figuras 94.26, 94.38); insectos pequeños, 1-3 mm de longitud 4
- Mesoscudo y mesopleura usualmente con alguna escultura, notaulos casi siempre presentes, al menos parcialmente (Figuras 94.31, 94.33, 94.38); insectos usualmente más grandes 5
- 4(3) Ala anterior profundamente bilobada; escudelo alargado, con carena submediana (Figura 94.39); triángulo mesopleural y foso subalar posterior ausente (Figura 94.37); propodeo posteriormente cubierto con pubescencia densa y lanosa (Figura 94.40); antenas moniliformes **Emargininae**
- Ala anterior no profundamente bilobada; escudelo conspicuamente convexo, sin escultura (excepto algunas veces en la punta posterior) (Figura 94.26); triángulo mesopleural y foso subalar posterior claramente impreso (Figura 94.26, mpt, psap); pubescencia propodeal no extremadamente densa (Figura 94.40); antenas connadas **Charipinae**
- 5(3) Metasoma con tergo abdominal 3 en forma de silla de montar, con margen posterolateral cóncava y parte central casi como una lengua (Figura 94.37); cara inferior con un área claramente marcada, usualmente deprimida, área entre las antenas, marginadas lateralmente por una carena vertical fuerte (Figura 94.35); cabeza posteriormente cóncava y equipada con crestas transversas; escudelo con tres carenas longitudinales fuertes (Figura 94.9); tibia posterior usualmente con una cresta longitudinal fuerte posteriormente (Figura 94.8) **Aspicerinae**
- Metasoma con tergo abdominal 3 no en forma de silla de montar, su margen posterolateral algunas veces ligeramente cóncava (*Neralsia*; Figura 94.34) pero usualmente claramente convexa; cabeza sin área marginada entre las antenas; por lo general, cabeza posteriormente convexa pero ocasionalmente cóncava (*Neralsia*), sin crestas transversas; escudelo sin tres carenas longitudinales fuertes (Figura 94.10); cresta de la tibia posterior más débil o ausente 6
- 6(5) Coxa posterior claramente ancha; metasoma de la hembra con quinto tergo abdominal engrosado, cubriendo amplia o totalmente los tergos sexto y séptimo (en formas sudamericanas); carena pronotal lateral corta, fuertemente curvada y prominente (en formas sudamericanas); mesoscudo opaco, equipado con crestas transversas irregulares o casi liso; espina posterior metatibial algunas veces conspicuamente larga; asociada con agallas **Thrasorinae**
- Coxa posterior más alargada; metasoma de la hembra con el quinto tergo abdominal pequeño, no mucho más grande que el sexto o séptimo; carena pronotal lateral usualmente más larga; mesoscudo brillante u opaco; espina metatibial posterior no conspicuamente larga; parasitoides de larvas de Díptera en varios microhábitat pero nunca en agallas **Figitinae**

Thrasorinae

Esta es indudablemente la subfamilia más difícil de separar de otros Figitidae, particularmente de Figitinae. Esto en parte debido a las pocas autoapomorfias de la subfamilia y en parte por su diversidad estructural. Varios trasorinos también presentan claras similitudes con los cinípidos inductores de agallas y con los inquilinos. Estas similitudes incluyen plesiomorfias aparentes (tales como el mesoscudo opaco) y convergencias (tales como el tercer y cuarto tergos fusionados). Afortunadamente, la fauna sudamericana forma un subclado que es fácil de identificar (ver abajo). Miembros de los Thrasorinae tienen la metacoja claramente ensanchada, aunque la diferencia comparada con los demás Figitidae es pequeña en algunos géneros y puede ser difícil de apreciar. La mesopleura usualmente tiene un surco mesopleural horizontal, pero esta es una característica de Figitidae común y una simplesiomorfia de todas las subfamilias excepto Parnipinae. El mesoscudo es opaco o brillante y algunas veces equipado con crestas irregulares transversas (*Myrtopsen*). El escudelo tiene una esculturación bastante tosca, al menos en los lados.

Tres de los cinco géneros se encuentran en el Neotrópico (Ronquist 1999): *Myrtopsen* (suroeste de Norteamérica y Sudamérica), *Pegascynips* (Sudamérica), y *Plectocynips* (Sudamérica). Todos los trasorinos, excepto el género norteamericano *Euceroptres*, comparten una serie de características derivadas: carena pronotal lateral corta, fuertemente curvada y prominente; hembra con tergo abdominal 3 reducido en talla (mayoría de los géneros) o fusionado con el cuarto tergo abdominal (*Myrtopsen*), tergos abdominales 5 y 8 agrandados, y tergo 7 reducido y más o menos completamente cubierto por el tergo 6 (*Thrasorus*) o 5 (todos los representantes sudamericanos). *Pegascynips* y *Plectocynips* forman un grupo monofilético basado en que comparten la presencia de un espolón metatibial posterior extremadamente largo (Ronquist 1999).

Los Thrasorinae han sido criados de agallas de cinípidos y calcidoideos. Se ha asumido previamente que son inquilinos fitófagos pero la historia de vida no ha sido estudiada en detalle para una especie, y su posición filogenética predice que son parasitoides de algún otro himenóptero habitante de agallas, más que consumidores de tejidos de agallas. Estudios detallados y cuidadosos de su historia de vida son especialmente necesarios. *Myrtopsen mimosae* ha sido registrada de agallas en *Mimosa biuncifera* (Fabaceae) en las áreas áridas del suroeste de los Estados Unidos y las adyacentes de México junto con el calcidoideo supuestamente inductor de agalla *Tanaostigmatodes albiclavis* (Tanaostigmatidae). La disección de un gran número de tales agallas, colectadas sobre *Mimosa biuncifera* en Arizona (EE UU) no reveló ningún vestigio visible del hospedero en

cámaras de agallas conteniendo pupas de *Myrtopsen mimosae* (Liu, datos no publicados). Después de todo, esto sugiere que *M. mimosae* puede ser un inquilino fitófago y no un parasitoide. Sin embargo, la larva Parnipinae deja minúsculos restos de su hospedero (Ronquist y Nieves-Aldrey 2001), y tales vestigios pueden perderse fácilmente en la disección normal de una agalla. Por consiguiente, la confirmación de estas observaciones por datos de larvas en los primeros instares de *M. mimosae* podría ser extremadamente valiosa. Las cuatro especies de *Myrtopsen* descritas del sur de Sudamérica fueron criadas de agallas de Myrtaceae (*Blepharocalyx* y *Eugenia*, Díaz 1975). *Plectocynips* fue descrita a partir de especímenes criados de agallas de *Nothofagus* (Díaz 1976) y es probable que *Pegascynips* esté también asociado con tales agallas dada la estrecha relación entre estos dos géneros (Ronquist 1994) y el hecho de que los especímenes de *Pegascynips* sean frecuentemente colectados en bosques de *Nothofagus* (Buffington, datos no publicados; Ronquist, datos no publicados). Agallas similares de *Nothofagus* también han producido el género cinípido *Paraulax* y agallas habitadas por calcidoideos del género *Aditrochus* (Pteromalidae: Ormocerinae) que quizás están produciendo las agallas (De Santis, Fidalgo y Ovruski 1993).

Díaz (1981) proporciona claves para especies del género *Myrtopsen*.

Charipinae

Estas son avispas muy pequeñas (1-3 mm de longitud). Presentan un escudelo uniformemente redondeado y liso (Figura 94.26). La subfamilia usualmente ha sido dividida en dos tribus, Alloxystini y Charipini (Kierych 1979a, b). Menke y Evenhuis (1991), al igual que muchos otros autores, reconocen Charipinae como familia separada, con las dos tribus como subfamilias.

Los Alloxystini son probablemente parafiléticos y comprenden cinco géneros (Menke y Evenhuis 1991; Ronquist 1999). Al menos dos de estos, *Alloxysta* (sin una carena mesopleural) y *Phaenoglyphis* (con una carena mesopleural; Figura 94.26, mpc), se encuentran en América tropical.

Charipini es probablemente monofilético, al estar caracterizado por sinapomorfias tales como los espiráculos cercanamente situados sobre el octavo tergo abdominal, la clava terminal de la antena de la hembra, una pequeña proyección carenada posteriormente sobre el escudelo, y el tercer tergo abdominal fuertemente reducido en talla pero aún separado del cuarto tergo (*Apocharips*) o invisiblemente fusionado con el cuarto tergo (*Dilyta*). *Apocharips* se encuentra en Costa Rica (Menke 1993) y otras partes de Sudamérica tropical y templada. *Dilyta* se encuentra en África y Australia, y puede estar presente también en el Neotrópico.

Las especies de Alloxystini son hiperparasitoides de Aphidoidea a través de parasitoides primarios braconídeos aphidiinos o afelinidos, mientras que los Charipini son hiperparasitoides de Psylloidea a través de encírtidos como parasitoides primarios.

Las dos tribus de Charipinae se pueden separar mediante las siguientes opciones, basadas parcialmente en la clave para géneros de Menke y Evenhuis (1991), herramienta útil para la determinación de la mayoría de los géneros neotropicales:

- Todos los flagelómeros separados por constricciones en la antena de la hembra; gáster visible representado por al menos dos tergos grandes de aproximadamente el mismo tamaño (tergo abdominal tres y cuatro no fusionados) (Figura 94.27) **Alloxystini**
- Últimos dos flagelómeros ampliamente unidos en la antena de la hembra; gáster visible representado por una sola placa tergal (tergo abdominal tres y cuatro fusionados) (*Dilyta*), o si con dos, entonces el basal mucho más corto que el segundo (*Apocharips*) **Charipini**

Anacharitinae

Los miembros de esta subfamilia son relativamente fáciles de identificar por su habitus, particularmente la cabeza triangular con una boca pequeña (Figura 94.28; un estado más primitivo de cabeza ancha se encuentra en el género paleártico *Proanacharis*) y pronoto característico con su placa anterior grande delimitada por una carena semicircular pronotal corriendo continuamente desde un lado del pronoto hasta el otro (Figura 94.29, lpc). La ausencia de la carena propodeal lateral es también una característica distintiva. Muchos géneros tienen un escudelo liso con una carena marginal característica (Figura 94.29), diferente al escudelo de todos los demás cinipoideos. Los sexos son más similares entre sí que en otros cinipoideos. Esto debido a que las hembras en todos los géneros, excepto *Anacharis*, tienen el hipopigio (último esterno abdominal) secundariamente modificado hasta parecerse al último esterno abdominal de los machos (Ronquist 1999). Los machos de Anacharitinae también pierden las modificaciones típicas del flagelómero (primer flagelómero engrosado y excavado lateralmente) que se encuentran en la mayoría de los demás machos cinipoideos.

De los ocho géneros en esta subfamilia, al menos cinco se encuentran en América tropical. Tres de los géneros son endémicos de Sudamérica y forman un grupo monofilético profundamente anidado dentro de la subfamilia (Díaz 1979; Ros-Farré *et al.* 2000). Estos pueden ser distinguidos por la presencia de un sulco malar, que frecuentemente se extiende dorsalmente detrás del ojo, y en el tercer tergo abdominal

pequeño, que es mucho más pequeño que el cuarto tergo. También tienden a tener una celda marginal abierta (variable dentro de *Acanthaegilips*), en contraste con la celda marginal cerrada de otros anacaritinos. El grupo incluye *Solenofigites* y *Calofigites* (sur de Sudamérica; escudelo sin espina) y *Acanthaegilips* (neotropical; ápice del escudelo con espina larga). Además, los géneros cosmopolita *Anacharis* (pecíolo largo, liso y sin un collar) y *Aegilips* (pecíolo corto, esculpado y con collar lateral y ventralmente) se encuentran en Sudamérica, así como *Xyalaspis* (holártico, se extiende hasta Costa Rica; escudelo con espina roma, de lo contrario similar a *Aegilips*).

Los anacaritinos son cenobiontes endoparasitoides de las larvas de Hemerobiidae y Chrysopidae (Neuroptera).

Díaz (1979) propone una clave para los géneros de Sudamérica y Díaz (1983) reporta *Acanthaegilips brasiliensis* de Argentina. Ros-Farré *et al.* (2000) redescubren el género *Acanthaegilips*, discuten su posición filogenética, y listan caracteres que separan los géneros anacaritinos y aspicerinos.

Figitinae

Este es un grupo parafilético no resuelto, que forma parte del gran clado nuclear de los Figitidae junto con los emargininos, picnostigminos, eucoilinos y aspicerinos (Ronquist 1999). Hasta donde se conoce, este clado es exclusivamente parasitoideo de Diptera e incluye todos los Figitidae que se sabe atacan dípteros. Las sinapomorfias morfológicas primarias del núcleo de los Figitidae es la reducción de la talla del tercer tergo abdominal, que es más pequeño que el cuarto tergo en el plan general. Sin embargo, este carácter evolucionó convergentemente en algunos charipinos, algunos anacaritinos y algunos trasorinos. Debido a que los figitinos no son monofiléticos, es difícil listar buenas características diagnósticas para ellos. Básicamente, los figitinos son Figitidae centrales que no pertenecen a ninguna de las cuatro subfamilias en este clado.

El análisis preliminar de Ronquist (1999) sugiere que *Melanips* es el grupo hermano de Aspicerinae + (otros Figitinos + Emargininae + Eucoilinae + Pycnostigminae) (Figura 94.24) pero las relaciones entre los grupos mayores de Figitidae centrales están aún pobremente conocidas. Figitinae comprende 13 géneros y 138 especies descritas, con la mayoría de los géneros conocidos solamente de regiones templadas. De los diez géneros conocidos del Nuevo Mundo, al menos cinco se encuentran en América tropical: *Melanips* (distribución amplia, excepto en África tropical; mesoscudo opaco; Figuras 94.31-94.32), *Lonchidia* (cosmopolita; pequeño, foveas escudelares confluyentes, antena de la hembra con abultamiento apical a manera de clava), *Figites* (cosmopolita, probablemente parafilético), *Neralsia*

(Nuevo Mundo, escudelo usualmente con una espina larga; Figuras 94.33-94.34) y *Xyalophora* (Europa, África, Nuevo Mundo; escudelo con diente corto; Figura 94.10). Los tres últimos géneros están relacionados y comparten características tales como ojos claramente peludos y alas usualmente con pubescencia reducida. *Neralsia* muestra varias similitudes con los aspicerinos pero actualmente no es claro si estas similitudes indican relación cercana. Este es uno de los géneros figitinos más comunmente colectados en Sudamérica. *Neralsia splendens* ha sido reportado de Argentina (Díaz 1990; Díaz y Gallardo 1995) y Brasil (Marchiori y Linhares 1999); de Panamá han sido registradas dos especies no identificadas (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1997).

Los figitinos son cenobiontes endoparasitoides de un amplio rango de larvas de Diptera. La biología es similar a la de los Eucoilinae y las especies están frecuentemente asociadas con moscas en estiércol, carroña, o fruta en descomposición. Especies de *Melanips* son atípicas pues parasitan larvas dípteras que depredan áfidos, esto es, Syrphidae y Chamaemyiidae (Evenhuis 1968). La biología de *Lonchidia* es desconocida. *Neralsia* y *Xyalophora* atacan Sarcophagidae (Roberts 1935), mientras *Figites* ha sido reportado de Anthomyiidae, Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, y otras familias de «Cyclorrhapha».

Aspicerinae

El nombre de la subfamilia es algunas veces citado como «Aspiceratinae» (como en Ros-Farre *et al.* 2000) pero la forma correcta es «Aspicerinae» (Ronquist 1999). Los Aspicerinae forman un grupo monofilético distintivo en Figitidae. Rasgos característicos incluyen el tercer tergo abdominal en forma de silla de montar (Figura 94.37), el área entre las antenas marginada (Figura 94.35), la superficie posterior de la cabeza cóncava y con crestas transversales (compartida con *Neralsia* en los Figitinae), el mesoscudo opaco (Figura 94.36), la estructura peculiar del pronoto (Figura 94.36): la margen pronotal ventrolateral elevada dorsalmente unida a la carena pronotal lateral en un ángulo definido y bajo; en este ángulo hay una pequeña y delgada pieza de quitina en forma de ventana, que separa completamente el pronoto en una parte anterior y una posterior.

La subfamilia consiste en ocho géneros y 99 especies descritas. De los cinco géneros conocidos del Nuevo Mundo, al menos tres se encuentran en América tropical: *Balna* (neotropical; mesoscudo con una giba mediana), *Callaspidea* (cosmopolita; peciolo largo y tercer tergo abdominal con parche mediano de pelo) y *Prosaspicera* (Nuevo Mundo; escudelo con una larga espina apical conspicua; clave para las especies en Díaz 1984). Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla (1997) reportan *Balna nigriceps* y dos especies no identificadas de *Prosaspicera* provenientes de Panamá.

Los aspicerinos son parasitoides de larvas de Syrphidae (Diptera). Especies del género holártico *Callaspidea* y del género *Omalaspis* han sido registradas a partir de larvas de sírfidos afidófagos (ver Fergusson 1986), y una especie de Costa Rica de *Balna* se ha criado de una larva sírfida no identificada, la cual fue encontrada sobre insectos escama en cítricos (P. Hanson, comunicación personal). Aunque hay información detallada disponible solamente para *Callaspidea*, presumiblemente todos los aspicerinos son cenobiontes endoparasitoides, como otros Figitidos.

Emargininae

Los emargininos son cinipoideos diminutos de rasgos altamente característicos, con las alas profundamente bilobadas (esto también ocurre en unos pocos eucoilinos), una pequeña celda marginal como caja, el mesosoma lateralmente comprimido, completamente liso, como caja (Figuras 94.38-94.39), la falta de carena pronotal lateral (Figura 94.39), la falta de notaulos (Figura 94.38), la ausencia del triángulo mesopleural y el foso subalar posterior (Figura 94.39) y la presencia de pubescencia lanosa posteriormente en el mesosoma (Figura 94.39) y anteriormente sobre el metasoma (Figura 94.40). Algunos de estos rasgos son también comúnmente encontrados en eucoilinos, tal como la faja de pelos anteriormente sobre el mesosoma y la falta del foso subalar posterior y la carena pronotal lateral. Sin embargo, a diferencia de los eucoilinos el tercer tergo es libre y no fusionado al otro tergo (Figura 94.40) en emargininos. El escudelo de los emargininos tiene un par de crestas submedianas (Figura 94.39) pero pierden la placa escudelar eucoilina con su foso de descarga glandular. Aunque muchas de las similitudes eucoilinas y emargininas parecen ser convergencias, los emargininos están estrechamente relacionados con los eucoilinos (y picnostigminos) (Fontal-Cazalla *et al.* 2002) (Figura 94.24). Las similitudes entre emargininos y charipinos (la talla del cuerpo y la falta de notaulos) son solamente superficiales y aparentemente no indican relación cercana.

Los emargininos están ampliamente distribuidos en el Hemisferio Sur. La subfamilia comprende actualmente cinco géneros descritos, estrechamente relacionados: *Emargo*, *Bothriocynips*, *Thoreauella*, *Weldiola*, y *Quinlania*. *Thoreauella* es el nombre genérico más antiguo en la subfamilia, que fue establecido por A. A. Girault en 1930 para una especie australiana (Girault 1930). *Emargo* y *Bothriocynips* están basados en especies sudamericanas (Weld 1960; Díaz 1978), mientras *Weldiola* y *Quinlania* fueron propuestos por Kovalev (1994) para algunas especies africanas descritas por Quinlan (1988) en *Emargo*. Los emargininos están asociados con hormigas: especímenes han sido colectados en los depósitos de desecho de hormigas

legionarias (Weld 1960) y en nidos de *Camponotus* (Díaz 1978). Estos son presumiblemente parasitoides de larvas de dípteros que se desarrollan en tales ambientes.

Eucoilinae

Los eucoilinos se distinguen fácilmente de los demás microhimenópteros por la placa levantada o «cúpula» sobre el disco del escudelo. La mayoría de las especies son completamente aladas pero se conocen individuos braquípteros. Este es el grupo más especioso, abundante y omnipresente de Cynipoidea y la vasta mayoría de sus especímenes han sido encontrados en las regiones más tropicales. Alrededor del mundo hay 83 géneros actualmente reconocidos con casi 1.000 especies descritas, pero es probable que esta subfamilia contenga más especies sin describir que cualquier otro grupo de Cynipoidea. En este momento es imposible estimar la diversidad de los eucoilinos en América tropical.

Los eucoilinos son endoparasitoides de las larvas de un amplio rango de dípteros, fluctuando desde aquellos que se desarrollan en tejidos vegetales vivos (Tephritidae, Anthomyiidae, Chloropidae y Agromyzidae) hasta aquellos que son saprófagos (Sepsidae, Sphaeroceridae, Drosophilidae, Ephydriidae, Phoridae, Muscidae, Calliphoridae y Sarcophagidae). La asociación con estiércol animal parece haber ocasionado la pérdida de pubescencia sobre el propodeo y en la base del segundo tergo metasomal (Nordlander 1978a). Algunas especies de *Eucoila*, *Kleidotoma* y *Trybliographa* asociadas con moscas sinantrópicas, se han distribuido muy ampliamente. Los machos eucoilinos se distinguen fácilmente de las hembras por su antena muy larga. Además, la antena del macho tiene el tercer o cuarto segmento modificado (siendo el último apomorfo; Nordlander 1982b).

El análisis filogenético de Fontal-Cazalla *et al.* (2002) sugiere que el ataque a moscas minadoras de hojas en tejidos vegetales vivos es la condición plesiomórfica en la subfamilia, en la que los eucoilinos más derivados atacan hospederos saprófagos en diferentes microhábitat. Inclusive, su análisis indica que hay dos grupos de eucoilinos claramente diferentes que son completamente endémicos para la Región Neotropical: el grupo de géneros monofilético *Zaeucoila*, que se ramifica tempranamente en la filogenia de la subfamilia, y una categoría parafilética neotropical del núcleo basal de los eucoilinos. El grupo de géneros *Zaeucoila* se especializa en moscas minadoras de hojas y moscas que infestan frutas, mientras la categoría neotropical ataca una variedad de hospederos en frutas podridas y otra vegetación. Recientes trabajos sobre la categoría neotropical de géneros hechos por Buffington (sin publicar) sugieren que

este grupo puede constituir un grupo monofilético más que una categoría parafilética.

Varios Eucoilinae son económicamente importantes como parasitoides de moscas plaga, especialmente moscas de la fruta (Tephritidae) y minadores de hojas (Agromyzidae). La especie asiática *Aganaspis daci* (previamente conocida como *Trybliographa daci*; ver Lin 1987) fue introducida en Florida, México, y Costa Rica para control de ciertas plagas tefritidas, pero aparentemente solo se estableció en la Florida. Las especies nativas criadas de frutas infestadas con Tephritidae incluyen, en el Neotrópico, *Aganaspis nordlanderi*, *A. pelleranoi*, *Dicerataspis flavipes*, *Lopheucoila anastrephae*, y *Odontosema anastrephae* (Guimarães *et al.* 1999). Sin embargo, aun existen en los Eucoilinae neotropicales, asociados con Tephritidae, muchos problemas taxonómicos por resolver (Wharton *et al.* 1998). Entre los Eucoilinae que parasitan Agromyzidae, *Agrostocynips clavatus* ha sido reportado de *Liriomyza huidobrensis* en Argentina (Díaz y Valladares, 1979; Valladares *et al.* 1982). Varios otros géneros han sido criados también de Díptera minadores de hojas, incluyendo *Tropideucoila* (Acosta y Cave 1994), *Rhabdeucoela* (Buffington, datos sin publicar), *Aegeseucoela* (Buffington 2002), y *Zaeucoila* (Acosta y Cave 1994). Eucoilinae también parasita moscas en estiércol, y en Brasil *Coneucoela brasiliensis*, *Ganaspis fulvocincta* y *Paraganaspis egeria* han sido criadas de Sarcophagidae asociados con este hábitat (Díaz y Gallardo 1996b; Díaz *et al.* 2000).

La identificación de géneros de Eucoilinae es muy difícil pues la clasificación superior de esta subfamilia ha recibido muy poca atención. Hay claves disponibles para Gran Bretaña (Quinlan 1978), Hawaii (Beardsley 1988, 1989), el Afrotrópico (Quinlan 1986, 1988), y Taiwan (Lin 1988) pero no son completamente fiables, incluso para las faunas que intentan cubrir. Previamente, la única clave para géneros que incluye la fauna neotropical es la de Weld (1952), pero está completamente desactualizada. Han sido redefinidos varios géneros en estudios subsiguientes al trabajo de Weld (Nordlander 1976, 1978a, 1978b, 1980, 1981, 1982a; Díaz y Gallardo 1997, 1998; Gallardo y Díaz 1999; Buffington 2002, 2004a, 2004b) y han sido descritos unos pocos géneros nuevos (Buffington 2002; Díaz 1976; Lin 1988; Quinlan 1976, 1984, 1986, 1988). Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla (1997) listan eucoilinos colectados en Panamá, en su mayoría a nivel genérico, pero no incluyen clave. La siguiente clave es el primer intento, desde Weld (1952), de proveer identificación en el nivel genérico para la Región Neotropical. La clave se enfoca en los géneros comunmente colectados, y géneros claramente circunscritos. El usuario no debe desalentarse si el espécimen no es identificado con seguridad, pues muchos taxones esperan ser descritos y limitados apropiadamente.

Clave para los géneros neotropicales de Figitidae

Es esencial una adecuada iluminación en el examen de los eucoilinos; la luz intensa puede entorpecer la correcta identificación de varios rasgos presentados aquí. El usuario de esta clave debe emplear lámparas de fibra óptica en combinación con una película plástica de dispersión de luz, o usar lámparas fluorescentes (las cuales tienen propiedades naturales para dispersar la luz).

- 1 Impresión parascudal presente pero incompleta (Figura 94.44, pi); notaulos nunca presentes (Figura 94.45) 2
- Impresión parascudal presente y completa (Figura 94.43, pi); notaulos presentes (Figura 94.43, not); raramente colectado *Gronotoma*

- 2(1) Espacios clipeal y malar sin proyecciones cónicas o, si hay presentes protuberancias piramidales pequeñas, entonces el mesoscudo con escultura presente y placa pronotal casi tan ancha como el mesoscudo (Figura 94.46, pp) 3
- Espacios clipeal y malar cada uno con protuberancias claramente cónicas; mesoscudo careciendo enteramente de escultura (Figura 94.45); placa pronotal estrecha (PP, Figura 94.45) *Ganaspidium* (usualmente *G. utilis*)

- 3(2) Placa pronotal ancha, casi tan ancha como el mesoscudo (Figuras 94.44, 94.46; pp); quilla mesoscudal frecuentemente presente (Figura 94.44, msk); proyecciones latero-dorsales y/o proyecciones posteriores del escudelo presentes (Figura 94.44, ldp, pps) o ausentes; surcos orbitales frecuentemente presentes (Figura 94.41, of); carena genal frecuentemente presente 4
- Placa pronotal usualmente estrecha (Figura 94.45, pp); quilla mesoscudal siempre ausente (Figura 94.45); proyecciones laterodorsales ausentes (unos pocos taxones pueden poseer proyecciones posteriores del escudelo o una sola proyección posterior) (Figura 94.45); surcos orbitales usualmente ausentes (Figura 94.42); carena genal siempre ausente; Eucoilinae principales 13

- 4(3) Margen posterior del escudelo redondeado, ocasionalmente con proyecciones laterodorsales reducidas (Figura 94.43, 94.45) 5
- Margen posterior del escudelo con proyecciones pareadas, posteriores y/o laterodorsales distinguibles (ldp, pps, Figura 94.44) 8

- 5(4) Carena genal reducida; a lo más, extendida hasta un punto posterior al punto medio del ojo compuesto; quilla mesoscudal ausente *Agrostocynips*
- Carena genal prominente, extendida desde la margen

ventral del espacio malar hasta la parte dorsal de la cabeza; quilla mesoscudal presente, al menos anteriormente (Figura 94.44, msk) 6

- 6(5) Espacio genal coriáceo; surcos orbitales (Figura 94.41, of) alejados de las márgenes internas de los ojos, extendidos a través de la cara inferior y originados dorsalmente desde los ocelos laterales; carenas propodeales levantándose en protuberancias romas en la unión con carenas propodeales auxiliares; escudelo en vista lateral reunido con la placa escudelar en un ángulo de 90 grados *Rhabdeucoela*

- Espacio genal liso; surcos orbitales presentes a lo largo de las órbitas internas de los ojos compuestos, no convergen fuertemente a través de la cara inferior, no se originan dorsalmente en los ocelos laterales; carenas propodeales laterales sin protuberancias; escudelo en vista lateral reunido con la placa escudelar en un ángulo claramente agudo 7

- 7(6) Margen dorsal de la placa pronotal coronada o encrespada, profundamente bifurcada (como en la Figura 94.44); proyecciones laterodorsales del escudelo ocasionalmente presentes, usualmente reducidas (Figura 94.44, ldp); R1 del ala anterior incompleta (celda marginal siempre abierta); líneas parapsidales peludas presentes; surcos orbitales (Figura 94.41, of) frecuentemente extendidos hasta los ocelos laterales (algunas especies); carena genal frecuentemente flanqueando posteriormente al ojo compuesto *Aegeseucoela*

- Margen dorsal de la placa pronotal no coronada o encrespada (en ocasiones ligeramente bifurcada) (Figuras 94.43, 94.45, 94.46); proyecciones laterodorsales del escudelo siempre ausentes (Figura 94.45); R1 del ala anterior completa (celda marginal siempre cerrada); líneas parapsidales peludas ausentes; surcos orbitales no extendidos hasta las márgenes laterales del los ocelos laterales; carena genal no flanqueada *Zaeucoila*

- 8(4) Quilla mesoscudal (Figura 94.44, msk) presente o ausente; cresta parapsidal ausente; carena genal presente o ausente; triángulo pronotal (Figura 94.44, pt) pequeño, con la parte lateral saliendo desde un punto mesal hasta la margen laterodorsal de la fovea pronotal; impresión pronotal ausente 9

- Quilla mesoscudal (Figura 94.44, msk) prominente; cresta parapsidal distinguible; carena genal siempre presente; triángulo pronotal (Figura 94.44, c, pt) grande, con la parte lateral saliendo desde cerca de la margen laterodorsal de la fovea pronotal; impresión pronotal presente 10

- 9(8)** Quilla mesoscutal ausente; proyecciones posteriores del escudelo alargadas; proyecciones laterodorsales del escudelo significativamente más pequeñas o ausentes; surcos orbitales unidos con el surco malar en la margen clipeal, lejos del ojo compuesto; margen ventral del triángulo mesopleural redondeada, indistinto (Figura 94.18, mpt) *Dicerataspis*
- Quilla mesoscutal presente; proyecciones posterior y laterodorsal del escudelo igualmente desarrolladas, resultando en cuatro claros lóbulos en vista dorsal; surcos orbitales unidos al surco malar en la margen ventral del ojo compuesto; margen ventral del triángulo mesopleural distinta (Figura 94.18, mpt) *Moneucoela*
- 10(8)** Alas casi desprovistas de sedas, en cambio presentan puntos pequeños donde las sedas están generalmente localizadas; metasoma ligeramente más grande que el mesosoma; parasitoides en frutas infestadas por Díptera ciclorrafos **11**
- Alas sedosas (desnudas basalmente en algunas especies, pero al menos apicalmente sedosas); metasoma subigual en talla al mesosoma; hasta donde se sabe, parasitoides de Agromyzidae **12**
- 11(10)** Placa escudelar (Figuras 94.43, 94.44, scp) con una espina obvia proyectada desde un foso medio; base del sintergo del metasoma con una impresión dorsoventral obvia en aspecto lateral; R1 del ala anterior no alcanza la margen anterior del ala; faja apical en el ala anterior ausente *Lopheucoila*
- Placa escudelar (Figura 94.43, 94.44, scp) sin una espina; base del sintergo del metasoma sin una impresión dorsoventral. R1 del ala anterior alcanza la margen anterior del ala; faja apical en el ala anterior presente *Dettmeria*
- 12(10)** Placa escudelar con espina obvia proyectada desde un foso medio; surcos orbitales (Figura 94.41, of) extendidos hasta los ocelos laterales *Penteucoila*
- Placa escudelar sin espina proyectada desde un foso medio (tubérculos pequeños frecuentemente presentes); surcos orbitales extendidos solamente hasta las márgenes laterales de los tórulos *Tropideucoila*
- 13(3)** Peciolo alargado, tan largo como o más largo que el mesosoma; cabeza más ancha que el mesosoma **14**
- Peciolo pequeño, frecuentemente difícil de ver; cabeza más estrecha que el mesosoma **15**
- 14(13)** Mesoscudo transversalmente esculturado *Perischus*
- Mesoscudo liso, no transversalmente esculturado *Zamischus*
- 15(13)** Alas oscurecidas; placa escudelar con espina prominente proyectada desde un foso de descarga glandular *Acantheucoela*
- Alas claras; placa escudelar careciendo de espina prominente **16**
- 16(15)** Foso de descarga glandular (Figura 94.47, grp) dirigiendo su apertura posteriormente *Dieucoila*
- Foso de descarga glandular dirigiendo su apertura dorsalmente (Figura 94.45, grp) **17**
- 17(16)** Carena mesopleural completamente ausente *Glauraspidea*
- Carena mesopleural presente, bien desarrollada (Figura 94.26, mpc) **18**
- 18(17)** Margen posterior del escudelo bilobada (Figura 94.49, A) **19**
- Margen posterior del escudelo uniformemente redondeada o extendida en una espina aguda (Figuras 94.43, 94.45, 94.47, 94.48, 94.50-94.52) **20**
- 19(18)** Frente sin escultura; alas sin sedas; parasitoides de Tephritoidea *Odontosema*
- Frente con un evidente par de surcos paralelos que salen desde la base de los tórulos y se extienden hacia la margen dorsal del clipeo *Caleucoila*
- 20(18)** Margen posterior del escudelo con una espina alargada y roma, dirigida posteriormente (Figura 94.48, A) *Odonteucoila*
- Margen posterior del escudelo uniformemente redondeada (ocasionalmente con una púa posterior, pero si presente, no estirada y agudizándose (como en la Figura 94.45) **1**
- 21(20)** Alas completamente desnudas excepto por unas pocas sedas grandes a lo largo de la vena marginal *Eucoila*
- Alas completamente sedosas o casi **22**
- 22(21)** Superficie dorsal del escudelo (área que rodea la placa escudelar) estriada o lisa (Figura 94.50, A; Figura 94.51, A) **23**
- Superficie dorsal del escudelo crenulada o foveada (Figura 94.45, 94.49) **25**
- 23(22)** Superficie dorsal del escudelo evidentemente estriada (Figura 94.50, A); placa escudelar cubre por encima la mitad del área de la superficie dorsal del escudelo (Figura 94.50); alas redondeadas en las puntas *Hexacola*
- Superficie dorsal del escudelo usualmente estriada pero ocasionalmente lisa (Figura 94.51, A); placa escudelar larga

- y estrecha, exponiendo mucho de la superficie dorsal del escudelo (Figura 94.51); alas emarginadas a truncas en las puntas **24**
- 24(23)** Propodeo y área anterior del sintergo cubierta por sedas densas ***Kleidotoma***
- Propodeo y área anterior del sintergo completamente desprovisto de sedas ***Eutrias***
- 25(22)** Base del sintergo casi a completamente desprovista de sedas; parasitoides de Drosophilidae ***Leptopilina***
- Base del sintergo con un anillo de sedas completo; parasitoides de Drosophilidae y otras familias de Muscomorpha **26**
- 26(25)** Margen posteroventral de la metapleura desprovista de sedas (Figura 9.52, A); vena M (Figuras 94.4, 94.5) frecuentemente presente como espectral; parasitoides de Callophoridae y Anthomyiidae ***Trybliographa***
- Margen posteroventral de la metapleura sedosa; parasitoides de Drosophilidae o Agromyzidae **27**
- 27(26)** Superficie dorsal de la placa escudelar con un evidente punto pequeño, inmediatamente anterior al foso de descarga glandular; base del ala anterior desprovista de sedas ***Nordlandiella***
- Superficie dorsal de la placa escudelar plana y lisa; ala anterior completa y uniformemente sedosa ***Ganaspis***

Familia Cynipidae

Z. Liu y F. Ronquist

Diagnosis

La separación de Cynipidae, o avispas de las agallas —como se les denomina usualmente—, de los demás microcinipoideos de la familia Figitidae es más conveniente cuando se basa en la biología, si ésta se conoce: todos los cinípidos son fitófagos, comportándose como inductores de agallas en plantas o inquilinos asociados con agallas, mientras todos los figítidos son parasitoideos de insectos (excepto posiblemente por Thrasorinae, ver Capítulo 97). Sin embargo, el desafío de la ubicación de los microcinipoideos en Cynipidae o Figitidae es real, y particularmente en relación con los Figitidae que habitan en agallas. Por ejemplo, la única especie de la recientemente establecida subfamilia figítida Parnipinae es ubicada en el género *Aulacidea* y su morfología es notablemente similar a la de sus hospederos inductores de agallas (Ronquist y Nieves-Aldrey 2001). Los habitantes de agallas de la subfamilia Thrasorinae son similares morfológicamente a los inquilinos cinípidos y quizás también biológicamente (ver Capítulo 97). Afortunadamente, los Figitidae habitantes de agallas y los cinípidos del Nuevo Mundo se separan fácilmente con base en las preferencias de planta hospedera. Los figítidos están asociados con agallas en hospederos maderables en la familia Fabaceae y en el género *Nothofagus* (Nothofagaceae), mientras todos los cinípidos están asociados con otras plantas, especialmente en la familia Rosaceae y en el género *Quercus* (Fagaceae). No obstante, se debe tener en mente que la fauna de microcinipoideos del Nuevo Mundo está pobremente conocida. Habitus en la Figura 98.1.

Varias sinapomorfias han sido propuestas para la monofilia de Cynipidae, incluyendo una

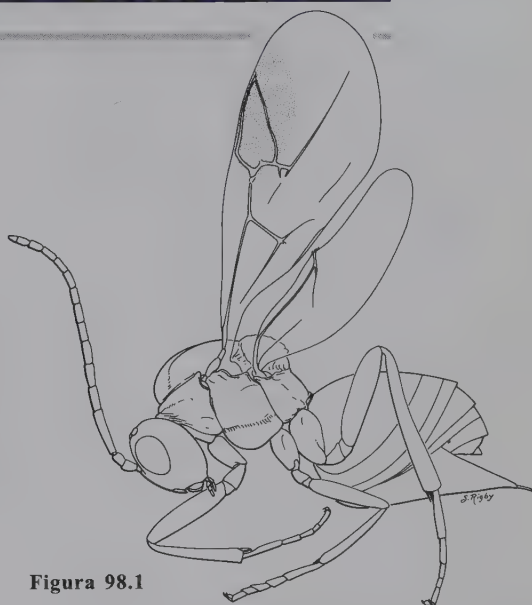


Figura 98.1

celda marginal anteriormente abierta, carencia de la carena pronotal lateral, y el área dorsal pronotal completamente ausente u oculta por el mesoscuto (Liljeblad y Ronquist 1998; Ronquist 1999). Sin embargo, todas las sinapomorfias morfológicas putativas presentan excepciones en forma de reversiones secundarias dentro de los Cynipidae o estructuras paralelas en Figitidae. Ronquist (1999) sugiere que la presencia de dos dientes fuertes y romos en las mandíbulas del último estadio larval, puede ser la única sinapomorfia de Cynipidae (los figítidos parasitoideos y macrocinipoideos tienen solamente un diente agudo y fuerte). Esto está ampliamente confirmado en un estudio reciente de las mandíbulas larvales de Cynipoidea (Nieves-Aldrey, Vårdal y Ronquist, datos no publicados). Aunque algunas larvas cinípidas han perdido el segundo diente; el diente principal es consistentemente más fuerte y más romo en las avispas que forman agallas que en sus vecinas parasitoideas de insectos. Un trabajo reciente también ha mostrado características autoapomórficas en los huevos de los cinípidos (Vårdal, Sahlén y Ronquist 2003), incluyendo una cáscara más gruesa y menos plástica. En adición a las sinapomorfias putativas cinípidas, hay un

gran número de caracteres que son útiles para la separación de cinípidos y figítidos. Estos incluyen el mesoscudo opaco (presente en casi todos los cinípidos pero relativamente raro en los Figitidae) y el tercer tergo abdominal grande (común en Cynipidae, raro en Figitidae). Para una discusión más completa, véase la diagnosis de Figitidae en el Capítulo 97.

Clasificación y distribución

La clasificación actual divide la familia en dos subfamilias: Hodiernocynipinae (todos extintos) y Cynipinae (la mayoría de especies vivientes y varias fósiles) (Ronquist 1999). Se conocen para la ciencia casi 1.369 especies existentes de cinípidos en 77 géneros, los cuales están agrupados en las tribus fabricantes de agallas Aylacini, Eschatocerini, Pediaspidini, Diplolepidini y Cynipini, y las habitantes de agallas Synergini (inquilinos) (Figura 94.53). Los Aylacini primariamente se componen de inductores de agallas y no son monofiléticos (Liljeblad y Ronquist 1998; Ronquist 1999). Eschatocerini, Pediaspidini, Diplolepidini y Cynipini son monofiléticas, cada una, y asociadas con plantas leñosas hospederas en el linaje rósido de eudicotiledóneas. Estas tribus juntas forman un grupo monofilético en relación con los fabricantes de agallas de las rósidas leñosas (Liljeblad y Ronquist 1998). Los Synergini inquilinos son considerados monofiléticos (Ronquist 1994, 1999; Liljeblad y Ronquist 1998).

La mayoría de las tribus cinípidas tienen su centro de distribución en las regiones templadas de la Región Holártica, pero algunas de ellas se extienden dentro de o son endémicas para otras regiones. Los cinípidos centro y sudamericanos son en su mayoría inductores de agallas en roble (Cynipini) y sus inquilinos (Synergini). Cabe esperar que estas especies asociadas a roble ocurran donde quiera que los robles son abundantes, es decir, a través de Centroamérica y en grandes altitudes dentro de zonas al norte de Sudamérica. Los Aylacini son en su mayoría europeos pero unos pocos linajes importantes están centrados en Norteamérica, incluyendo el género *Diastrophus*, y algunos de estos linajes pueden extenderse dentro de Centroamérica, aunque no se conocen de esa parte. La especie europea de Aylacini *Phanacis hypochoeridis* se encuentra en Sudamérica templada, obviamente introducida por el hombre. Para nuestro conocimiento, los Diplolepidini (formadores de agallas en *Rosa*) y sus inquilinos (en el género *Periclistus*, Synergini) no están registrados de Centroamérica o Sudamérica, pero bien pueden estar presentes en la región. La tribu Eschatocerini es endémica para Sudamérica; ésta solamente incluye tres especies cercanamente relacionadas que incluyen inductores de agallas sobre ramitas de *Acacia* y *Prosopis* (Fabaceae). Esta especie ha sido encontrada en Uruguay y

Argentina (Díaz 1981). Otra taxón sudamericano es el género *Paraulax*, criado repetidamente a partir del complejo de agallas sobre *Nothofagus* (Nothofagaceae) similar a aquellas inducidas por Cynipini sobre robles (De Santis, Ovruski y Fidalgo 1993; S. Ovruski, comunicación personal; J. L. Nieves-Aldrey, comunicación personal; Ronquist, datos no publicados). Las mismas agallas sirven como hospederos de otros himenópteros; entre estos encontramos especímenes de unos inductores de agallas pertenecientes al género pteromárido *Aditrochus* (De Santis, Ovruski y Fidalgo 1993). De esta manera, es incierto si *Paraulax* es el inductor de agalla o si es un huésped (presumiblemente fitófago) en agallas inducidas por calcidoideos. El género *Paraulax* fue implícitamente ubicado por Ronquist (1999) en los Cynipini; sin embargo, un análisis filogenético reciente basado en morfología del adulto sugiere, por el contrario, que *Paraulax* pertenece a los Pediaspidini (J. Liljeblad, comunicación personal). Hay solamente otros dos géneros en los Pediaspidini: *Pediaspis*, un inductor de agallas europeo en árboles de maple (*Acer*), y el género himalayo *Himalocynips* cuya biología es desconocida. La adición de *Paraulax* podría hacer a esta tribu aun más heterogénea. *Paraulax* ha sido encontrado en Chile, Argentina y Tierra del Fuego. Hay varias especies sin describir y una especie descrita (Nieves-Aldrey, comunicación personal; Pujade-Villar, comunicación personal; Ronquist, datos no publicados).

Excepto por *Paraulax*, como se discute arriba, es improbable que Cynipini se encuentre naturalmente en áreas templadas de Sudamérica. Sin embargo, *Plagiotrochus amenti* (sinónimos *P. abdominalis* y *P. suberi*), un fabricante de agallas del roble de corcho europeo (*Quercus suber*), ha sido introducido al menos en Argentina (Díaz 1972). Entre los inquilinos de la tribu Synergini que no atacan al roble, una especie del género *Synophromorpha*, *S. kaulbarsi*, ha sido descrita del sur de México (Ritchie y Shorthouse 1987) y su biología se conoce; sin embargo, otros miembros del género atacan exclusivamente agallas inducidas por Aylacini del género *Diastrophus* sobre arbustos de *Rubus* (Rosaceae). De esta manera, la presencia de *Synophromorpha* en el sur de México podría indicar posiblemente que *Diastrophus* se encuentra allí también (ver arriba). Por supuesto, es también posible que la biología de *S. kaulbarsi* difiera de la de otras especies del género.

La tribu Aylacini (21 géneros y 156 especies de la Región Holártica) comprende formadores de agallas en Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Apiaceae, Valerianaceae, Brassicaceae y Smilacaceae. En Cynipini (incluyendo *Paraulax*; 44 géneros y 974 especies holárticas, unas pocas en Sudamérica) se sabe que forman agallas en Fagaceae y Nothofagaceae, mayormente en *Quercus*. Eschatocerini (un género y tres especies en Sudamérica) forma agallas en *Acacia* y *Prosopis* (Fabaceae). Las avispas de Pediaspidini (2 géneros del Paleártico oeste) inducen agallas en *Acer*

(Sapindaceae). Se sabe que Diplolepini (2 géneros y 63 especies en la Región Holártica) forma agallas en *Rosa* (Rosaceae) y Synergini (7 géneros y 179 especies en la Región Holártica, también Sudamérica y quizás Centroamérica) con inquilinos de *Diastrophus* (Aylacini) sobre *Rubus*, *Diplolepis* (Diplolepidini) sobre *Rosa*, y Cynipini sobre *Quercus*. Un género sudafricano, *Rhoophilus*, es un inquilino en agallas de Lepidoptera sobre *Rhus*, Anacardiaceae; hay también especies estadounidenses del género *Periclistus* de las que se afirma son un inquilino en agallas de *Diastrophus* sobre *Smilax*, Smilacaceae).

Cerca de 147 especies de cinípidos, en su mayoría Cynipini y unas pocas especies de Synergini asociadas a roble, se reportan de Guatemala y México, especialmente del sur de México (Kinsey 1936, 1937a, 1937b, 1938). Trabajo de campo reciente revela la existencia de una rica y diversa fauna de cinípidos asociada con robles en Costa Rica (Prescott, datos no publicados), Panamá y Colombia (Nieves-Aldrey, comunicación personal). Las 90 especies de robles en Norteamérica soportan una fauna de Cynipini de 640 especies conocidas y probablemente muchas más desconocidas. Considerando la existencia de 135 especies de roble (incluyendo 65 endémicas) solo en México (Nixon 1990), es razonable creer que el número de especies de avispa cinípida en el Neotrópico sea superior a 1.000.

Biología

Las hembras cinípidas inductoras de agallas colocan sus huevos dentro de tejido vegetal joven indiferenciado. El patrón normal de desarrollo del tejido en la planta hospedero se altera de tal manera que se forma una agalla alrededor de la larva de la avispa. La presencia de la larva es necesaria para la continuidad del desarrollo de la agalla (Bronner 1992), pero el mecanismo de formación de la agalla no se comprende aún. Estas agallas son más complejas que cualquiera otra inducida por artrópodos (Cornell 1983). Las agallas se forman en todos los órganos de la planta (flores, hojas, brotes, tallos, ramitas y raíces) y pueden contener desde una hasta 100 cámaras larvales. La larva se alimenta sobre una capa de células vegetales nutritivas que revisten su cámara (Bronner 1992; Rohfritsch 1992). Una capa dura de esclerénquima encierra este tejido nutritivo y externamente delimita el contenido de la agalla. Adicionalmente para proveer un almacén de soporte a la cámara de la larva, la capa de esclerénquima presumiblemente también sirve para proteger la larva de sus enemigos naturales. Externamente el esclerénquima es una zona de células de parénquima que abastece el interior de la agalla con agua y nutrientes. Externamente, muchas agallas están cubiertas con

pelos especializados u otras estructuras extrañas a los órganos de la planta atacada pero características de las especies inductoras de agallas. Se cree comúnmente que la evolución de la complejidad y la diversidad de la estructura de las agallas cinípidas es guiada por selección proveniente de los enemigos naturales (Cornell 1983; Stone y Cook 1998). Los cinípidos inductores de agallas son específicos con respecto a las especies de plantas hospederas y los órganos de las plantas que atacan. La filogenia y evolución de los cinípidos son estudiadas en una serie de recientes publicaciones (Ronquist 1994; Liljeblad y Ronquist 1998; Stone y Cook 1998; Ronquist y Liljeblad 2001; Nylander *et al.* 2004; revisados en Ronquist 1999). Para una revisión reciente sobre la biología de poblaciones de las avispas productoras de agallas en robles ver Stone *et al.* (2002).

Los inquilinos han evolucionado a partir de ancestros fabricantes de agallas y son avispas de las agallas que han perdido la capacidad de inducir agallas (Ronquist 1994). La hembra inquilina coloca sus huevos en agallas jóvenes iniciadas por otra avispa de las agallas. La larva inquilina en desarrollo se alimenta sobre el tejido de la agalla. Algunos inquilinos matan a su inductor de agalla hospedero: directamente durante la oviposición, la hembra inquilina punza a la larva hospedera hasta causarle la muerte con el ovipositor, o indirectamente a través de la larva inquilina que impide el abastecimiento de nutrientes a la larva hospedera hasta matarla por redireccionamiento de nutrientes desde su cámara (Ronquist 1994 y referencias allí incluidas). Sin embargo, muchas larvas inquilinas forman su propia cámara larval en el tejido parenquimal de la agalla hospedera y no parecen dañar a la larva hospedera (Liu, datos no publicados). Los cinípidos inquilinos son usualmente específicos en términos de las agallas y la planta hospedera que ellos atacan. Sin embargo, algunos inquilinos pueden atacar un rango de agallas similares o tienen dos o más generaciones atacando diferentes agallas.

Identificación

Los cinípidos son difíciles de identificar porque tradicionalmente ha habido poco trabajo taxonómico con el objetivo de dilucidar las relaciones supraespecíficas, trabajando clasificaciones genéricas naturales y claves para los grupos más difíciles, Cynipini y Synergini. La situación es bastante complicada en relación con la fauna neotropical porque ésta comprende muchas formas sin describir. No obstante, alguna guía en la identificación de los cinípidos neotropicales puede ser encontrada en Weld (1950) y Kinsey (1936, 1937a, 1937b, 1938). El nuevo volumen de Nieves-Aldrey (2003) sobre Cynipidae de la Península Ibérica puede ser también

una buena fuente de información aún cuando ésta trata solamente con una fauna regional de la familia.

Importancia económica

En general, los cinípidos no se consideran amenaza significativa para sus plantas hospederas. No defoliar su planta hospedera y el daño visible se restringe a las agallas. Sin embargo, los cinípidos con frecuencia prefieren plantas individuales, sobre las cuales las agallas pueden volverse extremadamente abundantes, y es probable que estudios detallados de estas plantas, muy atacadas, puedan mostrar una cantidad de efectos negativos, incluyendo decrecimiento del desarrollo y el incremento de la susceptibilidad a patógenos.

Las agallas son estructuras altamente complejas y deben tomar de la planta agua, nutrientes y energía para su desarrollo. En unos pocos casos, el daño a la planta hospedera y las consecuencias económicas son obvias. El ejemplo mejor conocido es el caso de la avispa de las agallas del

castaño oriental (*Dryocosmus kuriphilus*). Las hembras de esta especie colocan sus huevos en los brotes vegetativos y mezclados de los árboles de castaño (*Castanea* spp.), induciendo agallas sobre las hojas, pecíolos y amentos. El resultado es la supresión de la activación de la prolongación y la reducción de la fructificación. Árboles pesadamente infestados pueden perder su vigor y morir (Anagnostakis 1997). Desde su introducción dentro de Georgia (Estados Unidos), en la década de 1970, sobre plantas que no pasaron por cuarentena, esta especie casi ha eliminado la industria del castaño (huertos de castaño de China) dentro del estado y ahora se ha dispersado a otros estados, incluyendo Tennessee y Carolina del Norte. Otra especie, *Neuroterus saltatorius*, se lista como plaga de roble blanco, causando decoloración del follaje y defoliación (Ohio Division of Forestry 2003), aunque el significado del daño para la industria forestal necesita ser cuantificado. Las agallas de esta especie se denominan agallas saltadoras de las hojas del roble. Cuando ellas maduran, caen de las hojas sobre las cuales están atacando y se depositan en la superficie. Si estas agallas son amenazadas, la larva o pupa dentro de la agalla puede dar un salto hasta una altura varias veces el diámetro de la agalla.

Clave para tribus neotropicales de Cynipidae

- 1 Cabeza con área bien definida, fuertemente carenada justo encima de la mandíbula, de otra forma sin escultura carenada o estriada; antena de la hembra con 12 artejos, ápice ensanchado y formando una maza distinguible; agallas sobre *Nothofagus*; en Cynipini o posiblemente Pediastipidini **Paraulax**
- Cabeza sin un área fuertemente carenada restringida justo encima de la mandíbula; si estriada, entonces cubriendo una región más grande y menos definida; antena de la hembra nunca con clava **2**
- 2(1) Pronoto no fuertemente acortado hacia la mitad; longitud media (altura) del pronoto al menos un sexto, y usualmente un tercio, de la longitud (altura) a lo largo de su margen posterior (Figura 94.8a); espina ventral del séptimo esterno abdominal (hipopigio) de la hembra corta (Figura 94.8b); especies usualmente completamente aladas; vena Rs+M del ala anterior, cuando presente o indicada, alcanzando la vena basal bien debajo de la mitad (Figura 94.5); inductores de agallas de plantas hospederas herbáceas e inquilinos **3**
- Pronoto fuertemente acortado hacia la mitad; longitud media (altura) del pronoto a lo más un séptimo de la longitud (altura) a lo largo de la margen posterolateral (Figura 94.9a); espina ventral del séptimo esterno abdominal (hipopigio) de la hembra más larga que ancha en vista

lateral (Figura 94.9b); vena Rs+M del ala anterior, cuando presente o indicada, alcanza la vena basal en o sobre la mitad (Figura 94.4); algunas especies con generación áptera asexual; fabricantes de agallas en rósidas leñosas

..... **4**

- 3(2) Tergos abdominales 3 y 4 siempre fusionados en las hembras y frecuentemente en los machos (fusionados en machos de *Synergus*, *Saphonecrus*, y *Synophrus*, pero libre en otros géneros), línea de fusión marcada con una sutura distinguible en las hembras de *Ceroptres* (Figura 94.9b) pero no visible externamente en otros géneros; sintergo o tergo abdominal 4 frecuentemente cubriendo la mayoría de la parte restante del metasoma postpecioral en especímenes secos; cara, vértice y mesosoma esculpturados al menos en parte, nunca enteramente lisos y brillantes; celda marginal usualmente cerrada sobre la margen anterior; foramen occipital ampliamente separado de la cavidad oral; escasa distancia entre la margen del foramen occipital y la carena hipostomal al menos tan larga como (por lo general notoriamente más grande que) la altura de la cavidad hipostomal medida como la distancia máxima entre la carena hipostomal y una línea a través de las márgenes inferiores de las genas (Figura 94.8c); gula completamente reducida y surcos gulares unidos a todo lo largo o reducidos a una cinta mediana estrecha (excepto

- en *Synophromorpha* teniendo surcos gulares reunidos cerca del hipostoma); palpos maxilares con cuatro segmentos (los dos segmentos basales parcialmente fusionados); inquilinos en agallas sobre *Quercus* (Fagaceae), *Rosa*, y *Rubus* (Rosaceae) **Synergini**
- Tergos abdominales 3 y 4 siempre libres, si fusionados (hembras de *Xestophanes*, un inductor de agallas de *Potentilla* que se sabe se encuentra en Sudamérica), entonces cara, vértice y mesosoma lisos y brillantes; tergo abdominal 4 usualmente no cubre la mayor parte del metasoma restante en especímenes secos; celda marginal usualmente abierta en la margen anterior; foramen occipital cercano a la cavidad oral, corta distancia entre la margen del foramen occipital y la carena hipostomal distinguiblemente más corta que (usualmente menos de la mitad) la altura de la cavidad hipostomal (Figura 94.10); gula claramente presente con surcos gulares separados entre sí o reducidos con surcos gulares reunidos cerca del hipostoma (Figura 94.10); palpos maxilares con cinco segmentos (los dos segmentos basales libres); inductores de agallas atacando plantas herbáceas, particularmente de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae y Rosaceae (solamente *Phanacis hypochoeridis*, un inductor de agalla de *Hypochoeris*, definitivamente se sabe que se encuentra en Sudamérica) **Aylacini**
- 4(2)** Antenas insertadas altas sobre la cara, margen superior de las cuencas antenales al mismo nivel que la margen superior de los ojos; cuencas antenales muy cercanas entre si, distancia entre las cuencas claramente más estrecha que el ancho del ocelo anterior; frente con una quilla mediana fuerte; área dorsal axilar grande, triangular, y situada en el mismo plano que el escudelo (Figura 94.11a); foveas escudelares ausentes; notaulos ausentes (Figura 94.11b); venación alar reducida: ala anterior Rs+M casi completamente invisible, R1 fuertemente identificable, y Rs no alcanzando la margen anterior del ala (Figura 94.7); solamente un género conocido de Uruguay y Argentina, inductor de agallas en *Acacia* y *Prosopis* (Fabaceae) *Eschatocerus*, **Eschatocerini**
- Antenas insertadas sobre la mitad de la cara, margen superior de las cuencas antenales debajo de la margen superior de los ojos al menos 1.5 veces el diámetro vertical de las cuencas; cuencas antenales ampliamente separadas entre si, distancia entre las cuencas claramente más ancha que el ocelo anterior; frente sin quilla fuerte; área axilar dorsal no como se describe arriba; foveas escudelares presentes y distintas cada una de la otra o formando una depresión superficial mediana transversa; notaulos presentes; Rs+M del ala anterior al menos parcialmente presente, R1 distinguible, y Rs alcanza o casi alcanza la margen anterior del ala (Figuras 94.4 y 94.5) **5**
- 5(4)** Mesopleura con depresión longitudinal; hipopigio de la hembra en forma de reja de arado (Figura 94.12); celda radial del ala anterior cerrada anteriormente; inductores de agallas en *Rosa* **Diplolepidini**
- Mesopleura sin depresión longitudinal; hipopigio de la hembra nunca en forma de reja de arado; celda radial del ala anterior abierta anteriormente; inductores de agallas en Fagaceae, en su mayoría sobre *Quercus*, con unas pocas especies sobre *Castanea*, *Castanopsis*, y *Lithocarpus* **Cynipini**

Aylacyni

Un análisis filogenético basado en morfología (Ronquist 1994, Liljablad y Ronquist 1998) muestra claramente que esta tribu es un arreglo artificial (Figura 94.53). Aunque los miembros de esta tribu se separan fácilmente de otros cinípidos inductores de agallas, por la posesión de pronoto ensanchado medialmente, hipopigio corto en la hembra, y vena Rs+M del ala anterior alcanzando la vena basal bien debajo de la mitad, ninguna de estas características es un estado de carácter derivado y se puede encontrar en inquilinos y en Figitidae. En adición, la mayoría de los ailacinos también posee otra característica plesiomórfica que puede ser usada para separarlos de otros cinípidos inductores de agalla, por ejemplo, color corporal opaco.

Dentro de la tribu, los géneros *Xestophanes* y *Diastrophus* (el género *Gonaspis* Ashmead ha sido recientemente sinonimizado con *Diastrophus*, Schick *et al.* 2003) constituyen un grupo morfológico único, diferenciado de otros ailacinos por presentar uñas con un lóbulo basal distintivo o diente, y mesopleura, mesoscudo, y vértice lisos y brillantes. Los dos géneros, sin embargo, no forman un clado monofilético y son parafiléticos con la tribu Synergini que comprende todos los inquilinos. En la práctica, estos dos géneros son difíciles de separar de algunos géneros sinérgicos, cuando su biología es desconocida. Esto es verdad particularmente entre el género ailacino *Xestophanes* y el sinérgico *Synophromorpha*, los cuales son más difíciles de separar entre si que con cada otro de los miembros de su propia tribu (Liu, datos no publicados).

Biología

La mayoría de los géneros ailacinos inducen agallas sobre hierbas hospederas de familias más derivadas como Apiaceae, Asteraceae, Lamiaceae, Papaveraceae, Rubiaceae y Valerianaceae, mientras *Xestophanes* y *Diastrophus* inducen agallas sobre plantas hospederas, leñosas o herbáceas, de

los géneros de Rosaceae *Potentilla*, *Rubus*, y *Frageria* (Ronquist y Liljeblad 2001). *Diastrophus smilacis* es la única especie cinípida que induce agallas en una monocotiledónea, *Smilax* sp. (Smilacaceae), la cual putativamente representa un reciente cambio desde hospederas dicotiledóneas (Schick *et al.* 2003).

Ninguna especie de la tribu Aylacini ha sido descubierta en el Neotrópico. El descubrimiento de la especie *Synophromorpha kaulbarsi* en el sur de México es una buena indicación de que las especies del género *Diastrophus*, solamente conocido el hospedero del género *Synophromorpha*, puede también ocurrir en la región. Aunque la biología de *S. kaulbarsi* se conoce y, como se discute arriba, es posible que la biología de *S. kaulbarsi* difiera de la de otras especies del género, es probable que el o los hospederos de *S. kaulbarsi* puedan estar remotamente relacionados con *Diastrophus*, dado que todas las especies de *Synophromorpha* con registros de hospederos están exclusivamente asociadas con *Diastrophus*; más aún, todos los inquilinos cinípidos son huéspedes específicos al menos a nivel de tribu (Ronquist 1994; Ronquist y Liljeblad 2001).

Eschatocerini

La tribu es única por tener las antenas insertadas altas en la cara, la margen superior de las cuencas antenales al mismo nivel de la margen superior de los ojos; cuencas antenales muy cercanas entre sí, distancia entre las cuencas claramente más estrecha que el ancho del ocelo anterior; frente con una quilla mediana fuerte; área axilar dorsal grande, triangular, y situada en el mismo plano del escudelo; foveas escudulares ausentes; notaulos ausentes; venación alar reducida: ala anterior Rs+M casi completamente invisible, R1 fuertemente detectable, y Rs no alcanzando la margen anterior del ala. La tribu tiene hipopigio en forma de reja de arado, una característica compartida solamente por la tribu Diplolepidini.

La tribu consta de un solo género, *Eschatocerus*, con tres especies conocidas (Weld 1952). Los caracteres relacionados, en la clave anterior, para distinguir Eschatocerini de Diplolepidini, particularmente las características faciales, son únicos para la tribu y son también buenos para separarlos de otros cinípidos. Filogenéticamente la tribu esta más cercanamente relacionada con Diplolepidini (Liljeblad y Ronquist 1998). *Eschatocerus* son conocidos de Uruguay (una especie) y Argentina (2 especies).

Biología

Se sabe que la tribu induce agallas en tallos engrosados en *Acacia* y *Prosopis* (Fabaceae) (Díaz 1981).

Diplolepidini

La tribu Diplolepidini, antes también conocida como Rhoditini, es un clado monofilético que consiste en dos géneros, *Diplolepis* y *Liebelia*, y 63 especies de distribución mundial. De acuerdo con análisis filogenéticos basados en morfología, la tribu es el clado hermano de las avispas de las agallas del roble, tribu Cynipini (Ronquist 1994; Liljeblad y Ronquist 1998).

La tribu recuerda a Eschatocerini y Cynipini en que todos ellos tienen un pronoto fuertemente estrecho medialmente, pero se distingue fácilmente de Cynipini por su hipopigio en forma de reja de arado y su depresión longitudinal sobre la mesopleura, y de Eschatocerini por características mencionadas arriba. El hipopigio en forma de reja de arado también se usa para diferenciar la tribu de otras tribus cinípidas.

El género *Diplolepis* se conoce de todo el Holártico con 62 especies, mientras el género *Liebelia* se conoce solamente del oeste paleártico con una especie conocida. Los dos géneros son fácilmente separados entre sí: *Liebelia* tiene antena de 16 segmentos en las hembras y el pronoto en vista lateral es claramente más largo que ancho mientras *Diplolepis* tiene antena de 14 segmentos en la hembra y el pronoto en vista lateral es claramente más ancho que largo. No existen buenas claves o revisión de las especies neárticas del género *Diplolepis*.

Biología

Las especies de Diplolepidini son conocidas solamente como inductoras de agallas sobre *Rosa* spp. (Rosaceae), y sus agallas son formadas sobre las hojas y los tallos de sus plantas hospederas, con su complejidad variando desde hinchazones simples en el tallo hasta agallas en las hojas parecidas a mármol desmontable (Ronquist y Liljeblad 2001; Liu, comunicación personal).

Las Larvas y pupas de *Diplolepis* son frecuentemente parasitadas por varias avispas calcidoideas (incluyendo

Eupelmidae, Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae, Torymidae y Pteromalidae) y avispas icneumoníidas (Nordlander 1984; Brooks y Shorthouse 1997a).

Las agallas de este género son frecuentemente explotadas por inquilinos del género *Periclistus*; hembras de *P. pirata* colocan varios huevos en las agallas de *D. nodulosa*, matando a la larva huésped en la oviposición.

La morfología de las agallas infestadas esta fuertemente modificada con poca similitud con la agalla no afectada (Brooks y Shorthouse 1997b).

Cynipini

Las especies de Cynipini se distinguen de las de otras tribus por la combinación de un pronoto fuertemente acortado medialmente, un hipopigio sin forma de reja de arado, y la celda radial del ala anterior abierta anteriormente. La tribu ha sido considerada generalmente como un grupo natural (Liljeblad y Ronquist 1998, y referencias allí contenidas). Estudios existentes sobre filogenia de las avispas de las agallas (Kinsey 1920; Ronquist 1994; Liljeblad y Ronquist 1998) y varios estudios posteriores basados en datos moleculares soportan esta hipótesis.

Cynipini, con casi 970 especies conocidas en 40 géneros alrededor del mundo, es la más grande de todas las tribus cinípidas. Debido a que todas las especies de esta tribu viven en hábitat separados muy similares, como la agalla, tienden a perder las características morfológicas distintivas que se encuentran frecuentemente en otros taxones de la superfamilia, tal como escultura áspera y protuberancias. La gran diversidad y la carencia de características diagnósticas hacen de Cynipini un grupo muy difícil de clasificar; además, la taxonomía del grupo es aún muy inestable. La clave de Weld (1952) para géneros es la herramienta más útil disponible, en relación con la fauna de la tribu en el Neotrópico, aunque el uso de caracteres cuantitativos sobrelapados puede volver loco incluso a un experto durante los intentos de ubicar una especie cinípida en un género mediante el uso de esta clave. Kinsey (1936, 1937a, 1937b, 1938) es otro recurso útil para identificación de cinípinos centroamericanos; la mayoría de las 140 o más especies cinípidas conocidas del área fueron primero descritas en estos artículos. Las descripciones de Kinsey, sin embargo, son frecuentemente inadecuadas para identificación de especies. Los esfuerzos más rigurosos de identificación de especies se deberían enfocar en el American Museum of Natural History (New York, NY), donde están depositados casi todos los holotipos de Kinsey.

Biología

Las plantas hospederas de Cynipini están casi exclusivamente limitadas a un solo grupo de plantas: los robles del género *Quercus* (Fagaceae: Weld 1952; Ronquist 1994; Liljeblad y Ronquist 1998); unas pocas especies de cinípinos usan plantas hospederas de otros géneros cercanamente relacionados dentro de los Fagaceae, como *Castanea*, *Castanopsis* y *Lithocarpus* (Burks 1979). El género *Paraulax*, único, y mayormente sudamericano induce agallas en *Nothofagus*. Aunque *P. quercicola*, reportado de Japón, hace agallas en *Quercus* (Shinji 1938), no está confirmado si la especie y sus congéneres sudamericanos también exhiben esta relación.

Cynipini usa casi todas las estructuras de sus plantas hospederas para la oviposición, e induce agallas que son morfológicamente diversas y complejas. Algunas agallas cinípinas se parecen a aquellas inducidas por miembros de otras tribus cinípidas: hinchazones simples a complejas, con diferentes estructuras externas o/y organización (singular, agrupada, o politalamosa); algunas son incluso removibles del hospedero (Stone y Cook 1998; Ronquist y Liljeblad 2001). De hecho, algunas veces es fácil identificar una especie cinípina a través del examen de la morfología de la agalla, la estructura de la agalla en formación, y la especie del árbol hospedero, si tales materiales están disponibles, que cuando solo se cuenta con la avispa. Por esta razón, quienes estudian las avispas de las agallas en general y las avispas de las agallas del roble en particular, deberían tratar de preservar tanto las avispas y las agallas como los especímenes de la planta hospedera.

La mayoría de las especies cinípinas exhiben también historias de vida heterogéneas que involucran alternancia asexual y sexual de generaciones. Las avispas cinípinas ocasionalmente particionan su uso de los órganos de las plantas a través de generaciones (Kinsey 1920; Weld 1952; Askew 1984; Meyers 1987). Las agallas de *Disholcaspis rubens* en el sur de los EEUU tienen también secreciones que atraen hormigas y avispas vespidas (Liu, comunicación personal), quienes pueden prestar, en forma de retribución, protección frente al ataque de enemigos naturales.

Synergini

La tribu se distingue por la combinación de las siguientes características: pronoto amplio medialmente; tergos abdominales 3 y 4 en hembras completamente fusionados o

fusionados con surco vestigial; uñas metatibiales con un diente distintivo; parte inferior de la cara siempre con carenas radiantes; ala anterior con celda marginal usualmente cerrada sobre la margen anterior y vena Rs-M naciendo detrás de la mitad de la vena basal; foramen occipital ampliamente separado de la cavidad oral, gula completamente reducida, y surcos gulares unidos a todo lo largo o reducido a una cinta mediana estrecha (excepto en *Synophromorpha* presentando surcos gulares reunidos cerca del hipostoma); y palpos maxilares de 4 segmentos (los dos segmentos basales parcialmente fusionados).

Análisis filogenéticos basados en morfología soportan la monofilia de la tribu; *Euceroptres* y *Myrtopsen*, previamente considerados como pertenecientes a Synergini, han sido excluidos de la tribu y se encuentran ahora dentro de los Figitidae (Ronquist 1994; Liljeblad y Ronquist 1998). Los Synergini consisten actualmente en siete géneros, *Periclistus*, *Synophromorpha*, *Synergus*, *Saphonecrus*, *Synophrus*, *Roophilus* y *Ceroptres*, y es la segunda tribu más diversa de Cynipidae. El conocimiento sobre los Synergini neotropicales es pobre; solamente *Synophromorpha kaulbarsi* y cinco especies de *Synergus* han sido reportadas (Ritchie 1984; Ritchie y Shorthouse 1987a, 1987b). Debido que hay potencialmente 1.000 o más especies de avispas de las agallas del roble en México y Centroamérica, los demás géneros sinérginos asociados con agallas en roble, como *Saphonecrus*, *Synophrus* y *Ceroptres*, que se conocen del sur de los EEUU, tienen alta probabilidad de ser encontrados en la región. Si, como discutimos al principio, el género *Periclistus* (y su hospedero *Diplolepis*) también se encuentran en la región, entonces *Roophilus*, que es un sinérgino sudafricano endémico, es el único género con improbabilidad de ser encontrado en la región.

Ritchie y Shorthouse (1987b) revisan el género *Synergus* de Guatemala.

Biología

En adición a la competencia nutricional con su hospedero, las larvas inquilinas con frecuencia modifican la morfología de las agallas hospederas originales (Wiebes-Rijks 1980; Jones 1983; Brooks y Shorthouse 1997). Las cámaras larvales inquilinas están formadas frecuentemente en el tejido parenquimal de la agalla hospedera y rodean la(s) cámara(s) larval(es) de su hospedero; es posible que ellas puedan algunas veces ser benéficas para el hospedero desviando ataques de postura de huevos por parte de parasitoides de la larva hospedera; ningún dato está disponible actualmente para soportar esta hipótesis.

Remitirse a los primeros textos sobre biología de Cynipidae.

Agradecimientos

Queremos agradecer a otros miembros del grupo de filogenia de Cynipoidea (Johan Liljeblad, Palmira Ros, Juli Pujade-Villar y José Luis Nieves-Aldrey) por su autorización para reproducir micrografías electrónicas de barrido, algunas de las cuales fueron descargadas desde el MorphBank (<http://morphbank.net>). M. Buffington tuvo el apoyo del PEET NSF con las subvenciones BSR 9978150 y BSR 9629515.

Literatura citada capítulos 94- 98

- Acosta, N. M. y R. D. Cave. 1994. Survey of parasitoids attacking *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae) in southern Honduras. *Revista de Biología Tropical* 42:203-218.
- Anagnostakis, S. L. 1997. Chestnuts in Georgia. *Tipularia* 12:15-25.
- Beardsley, J. W. 1986. Taxonomic notes on the genus *Ganaspidium* Weld (Hymenoptera: Cynipoidea: Eucoilidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 26:35-39.
- Beardsley, J. W. 1988. Eucoilid parasites of agromyzid leafminers in Hawaii (Hymenoptera: Cynipoidea). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 28:33-49.
- Bronner, R. 1992. The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyids, pp. 118-140, en: Shorthouse, J. D. y O. Rohfritsch (eds.). *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Brooks, S. E. y J. D. Shorthouse. 1997a. Biology of the rose stem galler *Diplolepis nodulosa* (Hymenoptera: Cynipidae) and its associated component community in central Ontario. *The Canadian Entomologist* 129:1121-1140.
- Brooks, S. E. y J. D. Shorthouse. 1997b. Developmental morphology of stem galls of *Diplolepis nodulosa* (Hymenoptera: Cynipidae) and those modified by inquiline *Periclistus pirata* (Hymenoptera: Cynipidae) on *Rosa blanda* (Rosaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:365-381.
- Buffington, M. 2002. Description of *Aegeseucoela* Buffington, new name, with notes on the status of *Gronotoma* Forster (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104:589-601.
- Buffington, M. 2004a. Taxonomic notes on *Nordlandiella* Díaz

- and *Ganaspidium* Weld (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106:192-198.
- Buffington, M. 2004b. The description of *Preseucula* Buffington, new genus, with notes on the status of Nearctic species of *Agrostocynips* Díaz (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae). *Zootaxa* 408:1-11.
- Cameron, E. A. 1965. The Siricinae (Hymenoptera: Siricidae) and their parasites. *CIBC Technical Bulletin* 5:1-31.
- Chrystal, R. N. 1930. Studies of the *Sirex* parasites. *Oxford Forestry Memoirs* 11:1-63.
- Cornell, H. V. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): Why and how? *American Midland Naturalist* 110:225-234.
- De Santis, L., P. Fidalgo y S. Ovruski. 1993. Parasitoids hymenopterous of the genera *Aditrochus* Ruebsaamen and *Espinosa* Gahan (Insecta, Hymenoptera, Pteromalidae) associated to galls on *Nothofagus* (Fagaceae) from southern Argentina and Chile. *Acta Entomológica Chilena* 18:133-146.
- Díaz, N. B. 1972. Una nueva plaga del alcornoque en la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 34:85-88.
- Díaz, N. B. 1973. Una familia de Cynipoidea nueva para la Argentina. *Neotropica* 19:141-144.
- Díaz, N. B. 1975. Anotaciones sobre cinipoideos argentinos. 3. (Hymenoptera). *Neotropica* 21:32-36.
- Díaz, N. B. 1976. Estudio ecológico y sistemático de cinipoideos neotropicales. I. (Hymenoptera). *Plectocynips longicornis* gen. y sp. n. *Neotropica* 22:99-102.
- Díaz, N. B. 1978. Estudio ecológico y sistemático de cinipoideos neotropicales. IV. (Hymenoptera Cynipidae). *Neotropica* 24:123-125.
- Díaz, N. B. 1979. Himenópteros neotropicales parasitoides de neurópteros. I. Cinipoideos (Hymenoptera). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 38:21-28.
- Díaz, N. B. 1981. Cinipoideos galigenos e inquilinos de la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 39:221-226.
- Díaz, N. B. 1983. El género *Acanthaeagilips* Ashmead, 1897 en la República Argentina (Hymenoptera, Cynipoidea). *Neotropica* 29:45-49.
- Díaz, N. B. 1984. Revisión del género *Prosaspicera* Kieffer, 1907 (Hymenoptera: Cynipoidea). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 43:221-238.
- Díaz, N. B. 1990. Análisis cladístico del género *Acanthaeucoela* Ashmead, 1900 (Hymenoptera, Cynipoidea, Eucoilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34:767-773.
- Díaz, N. B. y G. Valladares. 1979. Nota sobre *Agrostocynips clavatus* y los agromicidos hospedantes (Hymenoptera, Cynipoidea). *Neotropica* 25:23-26.
- Díaz, N. B. y F. E. Gallardo. 1995. Contribution to the knowledge of *Neralsia splendens* in Argentina (Hymenoptera: Figitidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 54:74.
- Díaz, N. B. y F. E. Gallardo. 1997. Revisión sistemática de las especies del género *Zaeucoila* (Hymenoptera, Cynipoidea, Eucoilidae). *Revista Nicaraguense de Entomología* 39:31-40.
- Díaz, N. B. y F. E. Gallardo. 1998. Revisión sistemática del género *Moneucoela* (Hymenoptera: Figitidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 57:111-113.
- Dowton, M. y A. Austin. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita - Evolutionary transitions among parasitic wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:87-111.
- Evenhuis, H. H. 1968. Some ecological facts about two Dutch *Melanips* species. *Entomologische Berichten* 28:175-176.
- Fergusson, N. D. M. 1986. Charipidae, Ibalidae and Figitidae. Hymenoptera: Cynipoidea. *Handbooks for the Identification of British Insects* 8(1c):1-55.
- Fergusson, N. D. M. 1988. A comparative study of the structures of phylogenetic importance of female genitalia of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 13:13-30.
- Fergusson, N. D. M. 1990. *A phylogenetic study of the Cynipoidea (Hymenoptera)*. Thesis, City of London Polytechnic, London.
- Fergusson, N. D. M. 1992. A remarkable new genus and species of Cynipoidea (Hymenoptera) from Papua New Guinea. *Journal of Natural History* 26:659-662.
- Fergusson, N. D. M. 1995. The cynipoid families. Introduction, pp. 247-253, en: Hanson, P. E. e I. D. Gauld (eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Fontal-Cazalla, F. M., M. Buffington, G. Nordlander, J. Liljeblad, P. Ros-Farré, J. L. Nieves-Aldrey, J. Pujade-Villar y F. Ronquist. 2002. Phylogeny of the Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Cladistics* 18:154-199.
- Gallardo, F. E. y N. B. Díaz. 1999. Revisión sistemática de las especies del género *Lopheucoila* Weld (Figitidae, Eucoilinae). *Revista Nicaraguense de Entomología* 47:15-23.
- Girault, A. A. 1930. *New pests from Australia VIII*. Privately Printed, Brisbane.
- Guimarães, J. A., R. A. Zucchi, N. B. Díaz, F. de Souza, F. Miguel, F. Uchoa y A. Manoel. 1999. Species of Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) parasitoids of frugivorous larvae (Diptera: Tephritidae and Lonchaeidae) in Brazil. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 28:263-273.
- Hedicke, H. y G. J. Kerrich. 1940. A revision of the family Liopteridae (Hymenopt., Cynipoidea). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 90:177-225.
- Isidoro, N., F. Bin, S. Colazza y S. B. Vinson. 1996. Morphology of antennal gustatory sensilla and glands in some parasitic Hymenoptera with hypothesis on their role in sex and host determination. *Journal of Hymenoptera Research* 5:206-239.
- Isidoro, N., F. Bin, R. Romani, J. Pujade-Villar y P. Ros-Farre. 1999. Diversity and function of male antennal glands in Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28:165-174.
- Kierych, E. 1979a. Notes on the *Dilyta* Förster, 1869, and *Glyptoxysta* Thomson, 1877 (Hymenoptera,

- Cynipoidea, Alloxystidae). Part I. *Annales Zoologici* 34:453-460.
- Kierych, E. 1979b. Notes on the *Dilyta* Förster, 1869, and *Glyptoxysta* Thomson, 1877 (Hymenoptera, Cynipoidea, Alloxystidae). Part II. *Annales Zoologici* 35:59-64.
- Kinsey, A. C. 1936. The origin of the higher categories in *Cynips*. *Indiana University, Publication of Science Series* 4:1-334.
- Kinsey, A. C. 1937a. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Revista de Entomologia* 7:7-39.
- Kinsey, A. C. 1937b. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). II. *Revista de Entomologia* 7:428-471.
- Kinsey, A. C. 1938. New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). IV. *Proceedings of Indiana Academy of Science* 47:261-280.
- Kovalev, O. V. 1994. Paleontological history, phylogeny and the system of brachycleistogastromorphs and cynipomorphs (Hymenoptera, Brachycleistogastromorpha infraorder n., Cynipomorpha infraorder n.) with description of new fossil and recent families, subfamilies and genera. *Entomologicheskoe Obozrenie* 73:385-426.
- Kovalev, O. V. 1996. New higher taxa of cynipoids (Hymenoptera: Cynipoidea): Renaming of a family and description of a new family, new subfamily and genus. *Entomologicheskoe Obozrenie* 75:408-416.
- Liljeblad, J. y F. Ronquist. 1998. A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology* 23:229-252.
- Lin, K. S. 1987. *Aganaspis*, a new genus of Eucoilidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Taiwan Agricultural Research Institute Taipei Special Publication* 22:67-79.
- Lin, K. S. 1988. The Eucoilidae from Taiwan, I. (Hymenoptera: Cynipoidea). *Journal of Taiwan Museum* 41:1-66.
- Liu, Z. 2001. Phylogeny, biogeography, and revision of the subfamily Dallatorrellinae (Hymenoptera: Liopteridae). *Natural History Novitates* 3353:1-23.
- Liu, Z. y G. Nordlander. 1992. Ibalid parasitoids of siricid woodwasps in North America: Two new *Ibalia* species and a key to species (Hymenoptera: Cynipoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 94:500-507.
- Liu, Z. y G. Nordlander. 1994. Review of the family Ibalidae (Hymenoptera: Cynipoidea) with keys to genera and species of the world. *Entomologica Scandinavica* 25:377-392.
- Marchiori, C. H. y A. X. Linhares. 1999. First report of the parasitoid *Neralsia splendens* (Borgmeier) (Hymenoptera: Figitidae) in West Minas Gerais and South Goias, Brazil. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 28:543-544.
- Mayr, G. 1881. Die Genera der gallenbewohnenden Cynipiden. *Jahresberichte der Communal-Oberrealschule im I. Bezirke* 20:1-38.
- Menke, A. 1993. A new species of *Apocharips* from Costa Rica (Hymenoptera: Cynipoidea, Charipidae). *Journal of Hymenoptera Research* 2:97-100.
- Menke, A. S. y H. H. Evenhuis. 1991. North American Charipidae: Key to genera, nomenclature, species checklists, and a new species of *Dilyta* Förster (Hymenoptera: Cynipoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93:136-158.
- Nieves-Aldrey, J. L. y F. Fontal-Cazalla. 1997. Inventario de himenópteros parasitoides (Cynipoidea y Chalcidoidea, Hymenoptera, Insecta) de la isla de Coiba (Panamá), pp. 375-397, en: Castroviejo, S. (ed.). *Flora y fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá)*. Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico, pp. 447-458, en: Ramamoorthy, T. R. (ed.). *Biological diversity of Mexico: Origin and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Nordlander, G. 1973. Parasitsteklar in galler av *Diplolepis rosae* (L.) och *D. mayri* Schlecht. (Hym. Cynipidae) (Hym. Ichneumonoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea). *Entomologisk Tidskrift* 94:148-176.
- Nordlander, G. 1976. Studies on Eucoilidae (Hymenoptera: Cynipoidea) I. A revision of the north-western European species of *Cothonaspis* Htg. with description of a new species and notes on some other genera. *Tijdschrift voor Entomologie* 97:65-77.
- Nordlander, G. 1978. Revision of genus *Rhoptromeris* Förster, 1869 with reference to north-western European species. Studies on Eucoilidae (Hymenoptera: Cynipoidea) II. *Entomologica Scandinavica* 9:47-62.
- Nordlander, G. 1980. Revision of the genus *Leptopilina* Förster, 1869 with notes on the status of some other genera (Hymenoptera: Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica* 11:428-453.
- Nordlander, G. 1981. A review of the genus *Trybliographa* Förster, 1869 (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica* 12:381-402.
- Nordlander, G. 1982a. Identities and relationships of the previously confused genera *Odonteucoila*, *Coneucoela* and *Trichoplasta* (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). *Entomologica Scandinavica* 13:269-292.
- Nordlander, G. 1982b. *Systematics and phylogeny of an interrelated group of genera within the family Eucoilidae (Insecta: Hymenoptera, Cynipoidea)*. Disertación Doctoral, University of Stockholm, Sweden.
- Nordlander, G., Z. Liu y F. Ronquist. 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 21:151-166.
- Nylander, J. A. A., F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck y J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53(1):47-67.
- Ohio Division of Forestry. 2003. Jumping oak galls land on Ohio white oak (URL: <http://www.dnr.state.oh.us/forestry/Health/jumpingoakgalls.htm>).
- Quinlan, J. 1978. Hymenoptera: Cynipoidea: Eucoilidae. *Handbooks for the Identification of British Insects* 8(1b):1-58.
- Quinlan, J. 1986. A key to the Afrotropical genera of Eucoilidae (Hymenoptera), with a revision of certain genera. *Bulletin of the British Museum of Natural History*,

- Entomology Series* 52:243-366.
- Quinlan, J. 1988. A revision of some Afrotropical genera of Eucilidae (Hymenoptera). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology Series* 56:171-229.
- Rasnitsyn, A. P. 1980. Origin and evolution of Hymenoptera. *Transactions of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR* 174:1-192.
- Rasnitsyn, A. P. 1988. An outline of evolution of the hymenopterous insects. *Oriental Insects* 22:115-145.
- Rasnitsyn, A. P. y O. V. Kovalev. 1988. The oldest Cynipoidea (Hymenoptera: Archeocynipidae fam. n.) from Early Cretaceous Transbaikalia. *Vestnik Zoologii* 1988:18-21.
- Riek, E. F. 1971. A new subfamily of cynipoid wasps (Hymenoptera: Cynipoidea) from Australia, pp. 107-112, en: Asahinas, S., J. Linsley Gressitt, Z. Hidaka, T. Nishida y K. Nomura (eds.). *Entomological essays to commemorate the retirement of professor K. Yasumatsu*. Hokuryukan, Tokyo.
- Ritchie, A. J. y J. D. Shorthouse. 1987. Revision of the genus *Synophromorpha* Ashmead (Hymenoptera: Cynipidae). *The Canadian Entomologist* 119:215-230.
- Roberts, R. 1935. Some North American parasites of blowflies. *Journal of Agricultural Research* 50:479-494.
- Rohfritsch, O. 1992. Patterns in gall development, pp. 60-86, en: Shorthouse, J. D. y O. Rohfritsch (eds.). *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Ronquist, F. 1994. Evolution of parasitism among closely related species: Phylogenetic relationships and the origin of inquiline in gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Evolution* 48:241-266.
- Ronquist, F. 1995a. Phylogeny and classification of the Liopteridae, an archaic group of cynipoid wasps (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica* 46:1-74.
- Ronquist, F. 1995b. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* 20:309-335.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* 28:139-164.
- Ronquist, F. y G. Nordlander. 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibalidae). *Entomologica Scandinavica* (33):1-60.
- Ronquist, F. y J. Liljeblad. 2001. Phylogeny and evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* 55:2503-2522.
- Ronquist, F. y J. L. Nieves-Aldrey. 2001. A new subfamily of Figitidae (Hymenoptera, Cynipoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133:483-494.
- Ros-Farré, P., F. Ronquist y J. Pujade-Villar. 2000. Redescription of *Acanthaegilips* Ashmead, 1897, with characterization of the Anacharitinae and Aspiceratinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 129:467-488.
- Spradbury, J. P. 1970. The biology of *Ibalia drewseni* Borries (Hymenoptera: Ibalidae), a parasite of siricid woodwasps. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London A* 45:104-114.
- Stone, G. N. y J. M. Cook. 1998. The structure of cynipid oak galls: Patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B, Biological Science* 265:979-988.
- Stone, G. N., K. Schönrogge, R. J. Atkinson, D. Bellido y J. Pujade-Villar. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Annual Review of Entomology* 47:633-648.
- Valladares, G., N. Díaz y L. De Santis. 1982. Tres notas sobre dípteros agromicidos de la República Argentina y sus himenópteros parasitoides (Insecta). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41:319-330.
- Vårdal, H., G. Sahlén y F. Ronquist. 2003. Morphology and evolution of the cynipoid egg. *Zoological Journal of the Linnean Society* 139:247-260.
- Weld, L. H. 1952. *Cynipoidea (Hym.) 1905-1950*. Edición Privada, Ann Arbor, Michigan.
- Weld, L. 1960. A new genus in the Cynipoidea (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 62:195-196.
- Wharton, R. A., S. M. Ovruski y F. E. Gilstrap. 1998. Neotropical Eucilidae (Cynipoidea) associated with fruit-infesting Tephritidae, with new records from Argentina, Bolivia and Costa Rica. *Journal of Hymenoptera Research* 7:102-115.

CAPÍTULO 99

Lista de los taxones supraespecíficos de Hymenoptera en la Región Neotropical

Introducción

Listado de las superfamilias, familias, subfamilias, tribus, géneros y subgéneros de avispas, abejas y hormigas (Hymenoptera) de la Región Neotropical. No se incluyen nombres de taxones fósiles.

Al frente de cada género y subgénero se ofrece el número de especies conocido (o estimado [+], o en algunos casos sin información clara [?]), y ámbito de distribución. Esta es una **lista preliminar**; para varios grupos no hay catálogos o información fiable. En algunos casos la infor-

mación disponible es incompleta, sin datos de número de especies y distribución, subgénero o año de publicación.

Los nombres de algunos grupos fueron provistos y/o revisados por Servio T. P. Amarante (esfécidos), Tania M. Arias (Proctotrupeoidea, Platygastroidea, Ceraphronoidea), Diana C. Arias (Chalcididae, Leucospidae), Diego F. Campos (Braconidae), Víctor Hugo González y Charles Michener (abejas), Lynn Kimsey (Tiphidae), Edgard E. Palacio y David Wahl (Ichneumonidae), Luis Gabriel Pérez (Mutillidae, Bradynobaenidae), Juan Manuel Vargas (Bethyidae) y Giselle Zambrano (Evanoidea).

Superfamilia Xyeloidea

Familia Xyelidae

Subfamilia Xyelinae

Xyela Dalman, 1819 – 2, México

Superfamilia Tenthredinoidea

Familia Argidae

Subfamilia Arginae

Arge Schrank, 1802 – 12, México a Colombia
Scobina Lepeletier y Serville, 1828 – 54, Neotrópico

Subfamilia Atomacerinae

Atomacera Say, 1836 – 32, Neotrópico

Subfamilia Dielocerinae

Dielocerus Curtis, 1844 – 5, Brasil
Digelasinus Malaise, 1937 – 2, Venezuela, Brasil
Mallerina Malaise, 1941 – 1, Brasil
Pachylota Westwood, 1841 – 2, Brasil
Themos Norton, 1867 – 13, Sudamérica
Topotrita Kirby, 1882 – 3, Guyana Francesa, Surinam, Brasil

Subfamilia Erigleninae

Eriglenum Konow, 1901 – Costa Rica, Brasil, Argentina
Neurogymnia Malaise, 1937 – 7, México, Brasil
Sericoceros Konow, 1905 – 21, Neotrópico
Subsymmia Malaise, 1955 – 2, Brasil

Subfamilia Sterictiphorinae

Acrogymnia Malaise, 1937 – 11, México a Brasil
Acrogymnidea Malaise, 1955 – 3, Sudamérica
Adurgoa Malaise, 1937 – 4, Brasil, Argentina
Aprosthemus Konow, 1899 – 1, México
Brachyphatnus Konow, 1906 – 3, Chile, Argentina
Didymia Lepeletier y Serville, 1828 – 21, Panamá, Brasil
Duckeana Malaise, 1941 – 1, Brasil
Durgoa Malaise, 1937 – 4, Venezuela, Perú, Brasil
Hemidianeura Kirby, 1882 – 31, Neotrópico
Manaos Rohwer, 1912 – 12, Neotrópico
Neoptilia Ashmead, 1898 – 10, México a Ecuador
Ptilia Lepelletier, 1823 – 7, Neotrópico
Schizocerella Forsius, 1927 – 4, Neotrópico
Sphacophilus Provancher, 1889 – 41, Neotrópico
Tanymeles Konow, 1906 – 23, Sudamérica
Trailia Cameron, 1878 – 2, Guyana, Bolivia, Brasil
Triptenus Malaise, 1937 – 2, Panamá a Brasil
Trochophora Konow, 1905 – 2, Brasil
Zynzus Smith, 1992 – 17, México

Familia Cimbicidae

Subfamilia Pachylostictinae

Brasilabia Conde, 1937 – 1, Brasil
Lopesiana Smith, 1988 – 1, Brasil
Pachylosticta Klug, 1824 – 5, Brasil, Argentina
Pseudabia Schrottky, 1910 – 1, Brasil, Paraguay, Argentina
Pseudopachylosticta Mallach, 1929 – 1, Brasil, Paraguay, Argentina

Familia Diprionidae

Subfamilia Diprioninae

Neodiprion Rohwer, 1918 – +8, México a Salvador, Cuba, Bahamas
Zadiprion Rohwer, 1918 – 4, México, Guatemala

Subfamilia Monocteninae

Monoctenus Dahlbom, 1835 – 1, México

Familia Pergidae

Subfamilia Acordulecerinae

Acordulecera Say, 1836 – 45, Neotrópico
Acorduloceridea Rohwer, 1912 – 15, Neotrópico
Anathulea Malaise, 1942 – 4, Guatemala, Brasil
Busalus Smith, 1990 – 1, Brasil
Ceratoperia Enderlein, 1919 – 1, Brasil
Enijus Smith, 1990 – 1, Brasil
Giladeus Bréthes, 1919 – 3, Argentina, Chile
Quetutus Smith, 1990 – 1, Perú
Sutwanus Smith, 1990 – 1, México, El Salvador
Teques Smith, 1990 – 14, Neotrópico
Truqus Smith, 1990 – 1, Brasil

Subfamilia Conocoxinae

Conocoxa Rohwer, 1911 – 2, Argentina, Chile
Lycosceles Konow, 1905 – 1, Chile
Nithulea Rohwer, 1911 – 1, Argentina
Parasyzygonia Rohwer, 1911 – 2, Venezuela, Brasil

Subfamilia Loboceratinae

Aulacomerus Spinola, 1840 – 28, Neotrópico
Hyperocerus Konow, 1906 – 1, Perú
Skelosyzygonia Malaise, 1935 – 1, Brasil

Subfamilia Pergulinae

Haplostegus Konow, 1901 – México, Sudamérica

Subfamilia Perreyiinae

Barilochia Malaise, 1955 – 1, Argentina
Camptoprium Spinola, 1840 – 12, Sudamérica
Decameria Lepeletier y Serville, 1828 – 35, Neotrópico
Heteroperreya Schrottky, 1915 – 8, Brasil, Paraguay, Uruguay, Argentina

Perreyia Brullé, 1846 – 12, Neotrópico
Perreyiella Conde, 1937 – 14, Neotrópico

Subfamilia Philomastiginae

Ceropastus Konow, 1899 – 1, Argentina, Chile
Ecopatus Smith, 1990 – 1, Chile

Subfamilia Syzygoniinae

Corynophilus Kirby, 1882 – 1, Brasil
Incalia Cameron, 1878 – 4, Neotrópico
Lagideus Konow, 1905 – 22, Neotrópico
Paralypia Kirby, 1882 – 4, Colombia, Brasil
Syzygonia Klug, 1824 – 1, Brasil

Familia Tenthredinidae

Subfamilia Allantinae

Acidiophorini

Acidiophora Konow, 1899 – Brasil a Argentina

Allantini

Macremphytus MacGillivray, 1908 – 1, México
Probleta Konow, 1908 – 23, México a Brasil

Empriini

Ametastegia A. Costa, 1882 – México a Costa Rica, Brasil
Antholcus Konow, 1904 – 1, Argentina
Empria Lepeletier y Serville, 1828 – 2, México

Subfamilia Heterarthrinae

Caliroini

Caliroa O. Costa, 1859 – Uruguay, Argentina

Fenusini

Brasinusa Malaise, 1964 – 2, Brasil
Notofenusa Benson, 1959 – 5, Chile, Argentina

Subfamilia Nematinae

Craterocerus Rohwer, 1911 – 2, México
Euura Newman, 1837 – 1, México
Pristiphora Latreille, 1810 – 9, Neotrópico

Nematus Panzer, 1801 – 3, México, Argentina
Pontania A. Costa, 1859 – 1, México
Phyllocolpa Benson, 1960 – 1, México

Subfamilia Tenthredininae

Filacus Smith y Gibson, 1984 – 2, México
Pachyprotasis Hartig, 1837 – 1, México
Tenthredo Linnaeus, 1758 – 1, México

Superfamilia Pamphilioidea

Familia Pamphiliidae

Subfamilia Cephalciinae

Acantholyda A. Costa, 1859 – 4, México
Itycorsia Konow, 1897 – 4, México

Superfamilia Cephoidea

Familia Cephidae

Subfamilia Cephinae

Hartigiini

Hartigia Schiodte, 1838 – 1, México

Superfamilia Siricoidea

Familia Siricidae

Subfamilia Siricinae

Sirex Linnaeus, 1761 – 2, México, Guatemala, Honduras (?)
Sirotemex Smith, 1988 – 1, México
Urocerus Geoffroy, 1785 – 2, México, Brasil, Chile (*)
Xeris A. Costa, 1894 – 1, México

Subfamilia Tremecinae

Teredon Norton, 1869 – 2, Cuba
Tremex Jurine, 1807 – 1, México

Superfamilia Xiphydrioidae

Familia Xiphydriidae

Subfamilia Derecyrtninae

Brachyxiophini

Brachyxiophus Philippi, 1871 – 2, Chile

Derecyrtnini

Derecyrta Smith, 1860 – 10, Sudamérica

Steirocephala Benson, 1954 – 4, Chile

Subfamilia Xiphydriinae

Eoxiphia Maa, 1949 – 1, Perú

Superfamilia Orussoidea

Familia Orussidae

Subfamilia Ophrynopinae

Argentophrynopus Vilhelmsen y Smith, 2002 – 2, México, Costa Rica

Guiglia Benson, 1938 – 1, Chile

Kulcania Benson, 1935 – 1, México a Colombia

Ophrella Middlekauff, 1985 – 2, Panamá, Brasil

Ophrynopus Konow, 1897 – 9 Neotrópico

Subfamilia Orussinae

Orusella Benson, 1935 – 1, Chile

Superfamilia Stephanoidea

Familia Stephanidae

Foenatopus – 5?, Neotrópico

Megischus – 25, Neotrópico

Superfamilia Megalyroidea

Familia Megalyridae

Cryptalyra Shaw, 1987 – 2, Colombia, Brasil

Neodinapsis Shaw, 1987 – 1, Chile

Rigel Shaw, 1987 – 1, Chile

Superfamilia Trigonalioidea

Familia Trigonalidae

Subfamilia Orthogonalinae

Orthogonalys Schluz, 1905 – 2, Neotrópico

Subfamilia Trigonalinae

Nomadini

Lycogaster Shuckard, 1841 – 2, Mesoamérica

Nomadina Westwood, 1868 – 4, Costa Rica a Brasil

Seminota Spinola, 1840 – 6, Neotrópico

Xanthogonals Schulz, 1907 – 3, Costa Rica a Venezuela

Trigonalini

Trigonalys Westwood, 1835 – 5, Neotrópico

Superfamilia Ichneumonoidea

Familia Ichneumonidae

Subfamilia Acaenitinae

Arotes Gravenhorst, 1829

Subfamilia Anomaloninae

Anomalonini

Anomalon Panzer, 1804

Gravenhorstiini

Agrypon Förster, 1860

Aphanistes Förster, 1869

Barylypa Förster, 1869

Castrosion Gauld y Bradshaw, 1997

Corsoncus Townes, 1971

Gravenhorstia Boie, 1856

Habronyx Förster, 1869

Heteropelma Wesmael, 1849

Ophionellus Westwood, 1874

Ophioporus Brullé, 1846

Parania Morley, 1913
Perisphincter Townes, 1961
Phaenolabrorhynchus Viereck, 1914
Philodrymus Townes, 1971
Podogaster Brullé, 1846
Stangepluma Porter, 1976
Therion Curtis, 1829-30
Trichomma Wesmael, 1849

Subfamilia Banchinae

Atrophini

Cecidopimpla Brethes, 1920
Cordeleboea Ugalde y Gauld, 2002
Deleboea Cameron, 1903
Diradops Townes, 1946
Eudeleboea Lopez Cristobal, 1935
Hadeleboea Ugalde y Gauld, 2002
Hadrostethus Townes, 1970
Hapsinotus Townes, 1970
Hylesicida Ugalde y Gauld, 2002
Lissocaulus Townes, 1966
Lissonota Gravenhorst, 1829
Loxodocus Townes, 1970
Meniscomorpha Schmiedeknecht, 1904
Mnioes Townes, 1943
Occia Tosquinet, 1903
Podeleboea Ugalde y Gauld, 2002
Procestus Townes, 1970
Ptychopsis Sanborne, 1981
Quillonota Ugalde y Gauld, 2002
Syzeuctus Förster, 1869
Wahlamia Ugalde y Gauld, 2002

Banchini

Agathilla Westwood, 1882
Banchus Fabricius, 1798
Catadacus Townes, 1970
Exetastes Gravenhorst, 1829
Geraldus Fitton, 1987
Neoexetastes Graf, 1984

Glyptini

Glypta Gravenhorst, 1829
Levibasis Townes, 1970
Sphelodon Townes, 1966
Zaglyptomorpha Viereck, 1913

Subfamilia Brachycyrtinae

Brachycyrtus Kriechbaumer, 1880

Subfamilia Campopleginae

Campoctonus Viereck, 1912
Campoletis Förster, 1869
Campoplex Gravenhorst, 1829
Casinaria Holmgren, 1859
Charops Holmgren, 1859
Cryptophion Viereck, 1913
Cymodusa Holmgren, 1859
Diadegma Förster, 1869
Dusona Cameron, 1900
Enytus Förster, 1868
Hyposoter Förster, 1869
Jomine Graf y Kumagai, 1997
Meloboris Holmgren, 1859
Microcharops Roman, 1910
Nemeritis Holmgren, 1860
Nonnus Cresson, 1874
Phobocampe Förster, 1869
Prochas Walkley, 1959
Sinophorus Förster, 1869
Venturia Schrottky, 1902
Xanthocampoplex Morley, 1913

Subfamilia Cremastinae

Creagrura Townes, 1971
Dimophora Förster, 1869
Eiphosoma Cresson, 1865
Eutanygaster Cameron, 1911
Hanauella Enderlein, 1921
Neleothymus Förster, 1869
Polyconus Townes, 1971
Pristomerus Curtis, 1863
Ptilobaptus Townes, 1971
Tanychela Townes, 1971
Temelucha Förster, 1869
Trathala Cameron, 1899
Xiphosomella Szepligeti, 1905

Subfamilia Cryptinae

Clasini

Clasis Townes, 1966
Ecphysis Townes, 1970

Cryptini

Acerastes Cushman, 1929
Acorystus Townes, 1970
Acroricnus Ratzeburg, 1852
Aeglocryptus Porter, 1987
Aeliopotes Porter, 1985
Agladina Porter, 1987
Agonocryptus Cushman, 1929
Anacis Porter, 1967
Araucacis Porter, 1987
Ateleute Förster, 1869
Baltazaria Townes, 1961
Baryceros Gravenhorst, 1829
Basileucus Townes, 1970
Bathyzonus Townes, 1970
Biconus Townes, 1970
Bicristella Townes, 1966
Bicryptella Strand, 1917
Cadarca Kasparyan y Ruiz, 2004
Caenopelte Porter, 1967
Camera Townes, 1962
Cestrus Townes, 1966
Chamula Townes, 1962
Chilecryptus Porter, 1987
Chromocryptus Ashmead, 1900
Compsocryptus Ashmead, 1900
Cosmiocryptus Cameron, 1902
Cryptanura Brullé, 1846
Cryptopteryx Ashmead, 1900
Cyclaulus Townes, 1970
Debilos Townes, 1966
Diapetimorpha Viereck, 1913
Dicamixus Szepligeti, 1916
Digonocryptus Viereck, 1913
Diplohimas Townes, 1970
Dismodix Townes, 1966
Distictus Townes, 1966
Dochmidium Porter, 1967
Dotocryptus Brethes, (1918) 1919
Glodianus Cameron, 1902
Golbachella Townes, 1970
Harpura Townes, 1970
Hercana Townes, 1970
Hylophasma Townes, 1970
Hypsanacis Porter, 1987
Ischnus Gravenhorst, 1829
Itamuton Porter, 1987
Joppidium Cresson, 1872
Lagarosoma Gupta y Gupta, 1984
Lamprocryptidea Viereck, 1913
Lamprocryptus Schmiedeknecht, 1904
Lanugo Townes, 1962

Latosculum Townes, 1966
Leptarthron Townes, 1970
Listrognathus Tschek, 1870
Loxopus Townes, 1970
Lymeon Förster, 1869
Mallochia Viereck, 1912
Mecistum Townes, 1970
Melanocryptus Cameron, 1902
Messatoporus Cushman, 1929
Mesostenus Gravenhorst, 1829
Monothela Townes, 1970
Myrmecacis Porter, 1987
Nelophia Porter, 1967
Neocryptopteryx Blanchard, 1947
Nesolinoceras Ashmead, 1906
Nothischnus Porter, 1967
Oecetiplex Porter, 1987
Pachysomoides Strand, 1917
Periplasma Porter, 1967
Photocryptus Viereck, 1913
Phycitiplex Porter, 1987
Picrocryptoides Porter, 1965
Polycyrtidea Viereck, 1913
Polycyrtus Spinola, 1840
Polyphrix Townes, 1970
Priotomis Townes, 1970
Prothoporus Porter, 1976
Rhinium Townes, 1970
Sciocryptus Porter, 1987
Strabotes Townes, 1970
Tamaulipeca Kasparyan y Hernández, 2001
Toechorychus Townes, 1946
Trachyglutus Townes, 1970
Trachysphyrus Haliday, 1836
Tretobasis Porter, 1973
Tricentrum Townes, 1970
Trihaspis Townes, 1970
Trychosis Förster, 1869
Trypha Townes, 1970
Whymperia Cameron, 1903
Xiphonychidion Porter, 1967
Xylacis Porter, 1987

Hemigasterini

Aptesis Förster, 1869
Notocampsis Townes, 1970
Oxytaenia Förster, 1868
Platymystax Townes, 1970
Polytribax Förster, 1869

Phygadeuontini

Acidnus Townes, 1970
Aclastus Förster, 1869
Amphibulus Kriechbaumer, 1893
Atractodes Gravenhorst, 1829?
Bathythrix Förster, 1869
Bilira Townes, 1970
Brachedra Townes, 1970
Charitopes Förster, 1869
Chirotica Förster, 1869
Cormobius Townes, 1970
Diaglyptidea Viereck, 1913
Dichrogaster Doumerc, 1855
Distathma Townes, 1970
Encrateola Satrand, 1916
Epelaspis Townes, 1970
Ethelurgus Förster, 1869
Fractipons Townes, 1970
Gelis Thunberg, 1827
Handaoia Seyrig, 1952
Isdromas Förster, 1869
Lissaspis Townes, 1970
Lysibia Förster, 1869
Meringops Townes, 1970
Peumocryptus Porter, 1998
Phygadeuon Gravenhorst, 1829
Rhabdosis Townes, 1970
Scrobiculus Townes, 1970
Stenotes Townes, 1970
Stilpnus Gravenhorst, 1829
Surculus Townes, 1970
Teluncus Townes, 1970
Trachaner Townes, 1970
Vestibulum Townes, 1970

Subfamilia Ctenopelmatinae

Euryproctini

Catapygma Townes, 1970
Hypamblys Förster, 1869
Mesoleptidea Viereck, 1912
Pedinopa Townes, 1970
Phobetres Förster, 1868

Perilissini

Coelorhachis Townes, 1966
Jorgeus Gauld, 1997
Lathrolestes Förster, 1868
Nanium Townes, 1967
Peaklestes Gauld, 1997
Perilissus Förster, 1855
Sialocara Townes, 1970

Tetrambon Townes, 1970
Xiomara Gauld, 1997

Pionini

Asthenara Förster, 1868
Cacomisthus Townes, 1970
Petilium Townes, 1970
Rhorus Förster, 1869
Scolomus Townes, 1949
Stipomoles Townes, 1970

Scolobatini

Catucuba Graf, 1991
Onarion Townes, 1970
Physotarsus Townes, 1966

Subfamilia Cylloceriinae

Cylloceria Schiødte, 1838

Subfamilia Diplazontinae

Diplazon Nees, 1818
Enizemum Förster, 1868
Peritasis Townes, 1971
Promethes Förster, 1869
Schachticraspedon Diller, 1982
Sussaba Cameron, 1809
Syphidepulo Diller, 1982
Syrphoctonus Förster, 1869
Tymmophorus Schmiedeknecht, 1913
Woldstedtius Carlson, 1979

Subfamilia Eucerotinae

Barronia Gauld y Wahl, 2002
Euceros Gravenhorst, 1829

Subfamilia Ichneumoninae

Alomyini

Centeterus Wesmael, 1845
Dicaelotus Wesmael, 1845
Epitomus Förster, 1869
Heterischnus Wesmael, 1859
Hintelmannia Diller y Schöenitzer, 1997
Lusius Tosquinet, 1903
Phaeogenes Wesmael, 1845
Saltagenes Diller, 1995

Stenodontus Berthomieu, 1896

Heresiarchini

Charmedia Wahl y Sime, 2002
Coelichneumon Thomson, 1893
Conocalama Hopper, 1939
Daggoo Wahl y Sime, 2002
Dothenia Wahl y Sime, 2002
Holojoppa Szepligeti, 1900
Humbert Wahl y Sime, 2001
Laderrica Wahl y Sime, 2002
Lagavula Wahl y Sime, 2002
Macrojoppa Kriechbaumer, 1898
Metallichneumon Wahl y Sime, 2002
Mokajoppa Wahl y Sime, 2002
Pedinopelte Kriechbaumer, 1898
Stirojoppa Kriechbaumer, 1898
Tashtego Wahl y Sime, 2002
Tricyphus Kriechbaumer, 1898
Trogomorpha Ashmead, 1900
Trogus Panzer, 1806
Xanthosomnium Wahl y Sime, 2002

Ichneumonini

Barichneumon Thomson, 1893
Barythixis Porter, 1998
Carinodes Hancock, 1926
Chilelabus Porter, 1998
Chilhoplites Porter, 1998
Conopyge Kriechbaumer, 1898
Cratichneumon Thomson, 1893
Cryptojoppa Kriechbaumer, 1898
Ctenichneumon Thomson, 1894
Diphyus Kriechbaumer, 1890
Eurydacus Townes, 1966
Eutanyacra Cameron, 1903
Hemihoplites Heinrich, 1961
Hoplismenus Gravenhorst, 1829
Ichneumon Linnaeus, 1758
Ithaechna Porter, 1998
Joppa Fabricius, 1804
Joppocryptus Viereck, 1913
Lichmeres Townes, 1946
Limonethe Townes, 1946
Lobaegis Townes, 1946
Lophojoppa Brethes, 1929
Matara Holmgren, 1868
Megajoppa Szepligeti, 1900
Melanichneumon Thomson, 1893
Microsage Kriechbaumer, 1898
Narthecura Townes, 1946

Neodiphyus Heinrich, 1977
Netanyacra Heinrich, 1968
Notacma Townes, 1946
Notophasma Porter, 1998
Oreohoplites Townes, 1966
Ortezia Cresson, 1873
Paraditremops Heinrich, 1977
Patroclus Cresson, 1873
Pectinorex Graf, 1976
Pentelophus Townes, 1966
Plagiotrypes Ashmead, 1900
Poecilojoppa Kriechbaumer, 1898
Projoppa Townes, 1966
Protopelmus Heinrich, 1959
Provancherides Heinrich, 1968
Rhabdotus Townes, 1946
Rubicundiella Heinrich, 1961
Setanta Cameron, 1901
Stenichneumon Thomson, 1893
Stenobarichneumon Heinrich, 1962
Stenolonche Kriechbaumer, 1898
Tetragonochora Kriechbaumer, 1898
Thymebatis Brethes, 1909
Tricholabus Thomson, 1894
Zophoplites Porter, 1998

Listrodromini

Diacantharius Schmiedeknecht, 1902
Dilopharius Townes, 1966

Oedecephalini

Oedicephalus Cresson, 1868

Platylabini

Abzaria Cameron, 1885
Ambloplisus Heinrich, 1930
Cyclolabus Heinrich, 1935
Linycus Cameron, 1903
Platylabus Wesmael, 1844

Subfamilia Labeninae

Groteini

Grotea Cresson, 1864
Labium Brullé, 1896

Labenini

Apechoneura Kriechbaumer, 1890

Certonotus Kriechbaumer, 1889
Gauldianus Lanfranco, 2000
Labena Cresson, 1864
Torquinsha Gauld y Wahl, 2000

Xenothyriini

Xenothyris Townes, 1969

Subfamilia Lycorininae

Lycorina Holmgren, 1859

Subfamilia Mesochorinae

Chineater Wahl, 1993
Cidaphus Förster, 1869
Latilumbus Townes, 1971
Lepidura Townes, 1971
Mesochorus Gravenhorst, 1829

Subfamilia Metopiinae

Apolophus Townes, 1971
Colpotrochia Holmgren, 1855
Cubus Townes, 1959
Exochus Gravenhorst, 1829
Forrestopius Gauld y Sithole, 2002
Hypsicera Latreille, 1829
Leurus Townes, 1946
Metopius Panzer, 1806
Synosis Townes, 1959
Triclistus Förster, 1869
Trieces Townes, 1946

Subfamilia Neorhacodinae

Neorhacodes Hedicke, 1822
Romaniella Cushman, 1940

Subfamilia Ophioninae

Agathophiona Westwood, 1882
Alophophion Cushman, 1947
Enicospilus Stephens, 1835
Eremotylus Förster, 1869
Janzophion Gauld, 1985
Ophiogastrella Brues, 1912
Ophion Fabricius, 1798
Prethophion Townes, 1971
Rhyncophion Enderlein, 1912

Sicophion Gauld, 1979
Simophion Cushman, 1947
Stauropocetus Brauns, 1889
Thyreodon Brullé, 1846

Subfamilia Orthocentrinae

Aperileptus Förster, 1869
Apoclima Förster, 1869
Chilocyrtus Townes, 1971
Eusterinx Förster, 1869
Gnathochorisis Förster, 1869
Helictes Haliday, 1837
Megastylus Schiødte, 1838
Neurateles Ratzeburg, 1848
Orthocentrus Gravenhorst, 1829
Pantisarthrus Förster, 1869
Plectiscidea Viereck, 1914
Plectiscus Gravenhorst, 1829
Proclitus Förster, 1869
Sphingozone Townes, 1971
Stenomacrus Förster, 1869
Symplecis Förster, 1869

Subfamilia Oxytorinae

Oxytorus Förster, 1869

Subfamilia Pedunculinae

Pedunculus Townes, 1969

Subfamilia Phrudinae

Erythrodoilus Seyrig, 1932
Notophrudus Porter, 1993

Subfamilia Pimplinae

Ephialtini

Acrotaphus Townes, 1960
Amazopimpla Saaksjarvi et al., 2003
Anastelgis Townes, 1960
Calliephialtes Ashmead, 1900
Clistopyga Gravenhorst, 1829
Clydonium Townes, 1966
Dolichomitus Smith, 1877
Dreisbachia Townes, 1962
Eruga Townes, 1960
Flacopimpla Gauld, 1991
Hymenoepimecis Viereck, 1912

Inbioia Gauld y Ugalde, 2002
Iseropus Förster, 1869
Leptopimpla Townes, 1961
Liotryphon Ashmead, 1900
Odontopimpla Cameron, 1886
Polysphincta Gravenhorst, 1829
Scambus Hartig, 1838
Ticapimpla Gauld, 1991
Tromatobia Förster, 1869
Umanella Gauld, 1991
Zaglyptus Förster, 1869
Zatypota Förster, 1869
Zonopimpla Ashmead, 1900

Pimplini

Apechthis Förster, 1869
Itoplectis Förster, 1869
Nomosphesia Gupta, 1962
Pimpla Fabricius, 1804
Neotheronia Krieger, 1898
Xanthopimpla Saussure, 1892

Subfamilia Poemeniinae

Poemeniini

Ganodes Townes, 1957

Rodrigamini

Rodrigama Gauld, 1991

Subfamilia Rhyssinae

Epirhyssa Cresson, 1865
Megarhyssa Ashmead, 1900

Subfamilia Stilbopinae

Notostilbops Townes, 1970
Stilbops Förster, 1869

Subfamilia Tatogastrinae

Tatogaster Townes, 1971

Subfamilia Tersilochinae

Allophrys Förster, 1869

Meggoleus Townes, 1971
Probles Förster, 1868?
Stethantyx Townes, 1971
Tersilochus Holmgren, 1858

Subfamilia Tryphoninae

Exenterini

Eridolius Förster, 1869

Oedemopsini

Atopotrophos Cushman, 1940
Hercus Townes, 1970
Leptixys Townes, 1970
Oedemopsis Tsechk, 1868
Neliopisthus Thomson, 1883
Thymaris Förster, 1869
Zagryphus Cushman, 1919
Zurquilla Gauld, 1997

Phytodietini

Netelia Gray, 1860
Phytodietus Gravenhorst, 1829

Sphinctini

Sphinctus Gravenhorst, 1829

Tryphonini

Boethella Bennett, 2003
Boethus Förster, 1869
Chiloplatys Townes, 1945
Lagoleptus Townes, 1969
Leviculus Townes, 1970
Monoblastus Hartig, 1837

Subfamilia Xoridinae

Aplomerus Provancher, 1886

Xorides Latreille, 1809

Familia Braconidae

Subfamilia Adeliinae

Adelius Haliday, 1833 - México, Colombia

Subfamilia Agathidinae

- Aerophilus* Szépligeti, 1902 –3, Brasil, Guayana Francesa, Perú
Alabagrus Enderlein, 1920 – 110, Neotrópico
Agathis Latreille, 1804. –2, Neotrópico
Bassus Fabricius, –8, + 100, Neotrópico
Coccygidium de Saussure, 1892 + 100, Neotrópico
Crassomicrodus Ashmead, 1900 –4, México, Puerto Rico
Cremonops Förster, 1862 –22, Neotrópico
Earinus Wesmael, 1837 –4, + 30, Neotrópico
Labagathis Enderlein, 1920 – 1, Colombia
Marjoriella Sharkey, 1983 –4, Brasil, Guayana Francesa, Surinam
Mesocoelus Schulz, 1911 –2, Cuba, San Vicente
Pharpa Sharkey, 1986 –3, Brasil, Guatemala, México
Plesiocoelus van Achterberg, 1990 –1, Colombia, Ecuador, Honduras
Sesioctonus Viereck, 1912 –27, Neotrópico
Trachagathis Viereck, 1912 –1, Paraguay
Zacremnops Sharkey y Wharton, 1985 –4, Neotrópico
Zamicrodus Viereck, 1912 –1, Neotrópico

Subfamilia Alysinae

- Alysia* Latreille, 1804 –7, Neotrópico
Alysiasta Wharton, 1980 –3, México, Nicaragua, El Salvador
Aphaereta Förster, 1862 –16, Neotrópico
Asobara Förster, 1862 –4, Neotrópico
Aspilota Förster, 1862 –3, México, Chile, Colombia
Chorebus Haliday, 1833 –2, Argentina, Chile
Cratospila Förster, 1862 +1, Colombia, Costa Rica
Dacnusa Haliday, 1833 Chile, Colombia
Dapsilarthra Förster, 1862 1, México
Dapsildiastema Wharton 1994–2, Argentina, Chile
Dinotrema Förster, 1862 +1, Colombia
Gnathopleura Wharton, 1980 11, Neotrópico
Idiasta Förster, 1862 –3, Neotrópico
Ilatha Fischer, 1975 –5, Neotrópico
Mesocrina Förster, 1862 –1, México
Microcrasis Fischer, 1975 –2, Brasil, Colombia, Costa Rica, Perú
Oenonogastra Ashmead, 1900 –1, Brasil, Colombia, México
Orthostigma Ratzeburg, 1844 +1, México, Colombia, Costa Rica
Pentapleura, Förster, 1862 +1, Colombia, México, Perú
Phaenocarpa Förster, 1862 –14, Neotrópico
Tanycarpa Förster, 1862 +1, Brasil, Perú
Vachterbergia Wharton, 1994 –1, Colombia, Ecuador, Venezuela

Subfamilia Aphidiinae

- Aphidius* Nees, 1818 –30, Neotrópico
Binodoxys Mackauer, 1960 –12 México, Cuba, Venezuela, Chile
Diaeretiella Starý, 1960 –1, Neotrópico
Ephedrus Haliday, 1833 México a Argentina
Lysiphlebus Förster, 1862 –7, Neotrópico
Monoctonus Haliday, 1833 –3, México, Chile
Praon Haliday, 1833 –5, Argentina, Brasil, Chile, México
Pseudephedrus Starý, 1972 –5, Neotrópico
Quadrictonus Starý y Remaudiere, 1983 –1, México
Trioxyx Haliday, 1833 –4, Ecuador, México

Subfamilia Apozyginae

- Apozyx* Mason, 1978 –1, Chile

Subfamilia Betylobraconinae

- Conobregma* van Achterberg, 1995 –2, República Dominicana
Jannya van Achterberg, 1995 –2, Colombia, Costa Rica

Subfamilia Blacinae

- Apoblacus* van Achterberg, 1976 –1, Chile
Blacozona van Achterberg, 1988 –1, Argentina, Brasil
Blacus Nees, 1818 –24, Neotrópico
Chalarope van Achterberg, 1988 –1, Chile
Glyptoblacus van Achterberg, 1995 –1, Honduras
Grypokers van Achterberg, 1988 –2, Chile
Mesoxiphium van Achterberg, 1976 –2, Chile
Stegnocella van Achterberg, 1976 –1, Chile

Subfamilia Braconinae

- Atanycolus* Förster, 1862 –5, Colombia, Costa Rica, México, Perú
Bracon Fabricius, 1804 –220, Neotrópico
Calobracon Szépligeti, 1902 –1, Brasil, Colombia, Paraguay
Cervellus Szepligeti, 1904 –4, Brasil, Colombia, Guyana, Guayana Francesa, Perú
Compsobracon Ashmead, 1900 –10, Neotrópico
Compsobraconoides Quicke, 1989 –5, Neotrópico
Cyanopterus Haliday, 1835 –29, Neotrópico
Cyclaulacidea Quicke y Delobel, 1995 –2, Brasil, Colombia, Costa Rica, Perú
Cyclaulax Cameron, 1911–9, Brasil, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Guyana, Paraguay
Digonogastra Viereck, 1912 –253, Neotrópico

Gnathobracon Costa, 1864 – 1, Guayana Francesa, Perú
Gracilibracon Quicke, 1995 – 3, Colombia, Costa Rica, Nicaragua, Panamá
Habrobracon Ashmead, 1895 – 4, Neotrópico
Hemibracon Szépligeti, 1906 – 20, Neotrópico
Lasiophorus Haliday, 1838 – 3, Brasil, Colombia, Costa Rica, Guyana, Panamá
Leptobracon Szépligeti, 1901 – 4, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Surinam
Megabracon Szépligeti, 1906 – 9, Neotrópico
Megacoeloides Quicke, 1989 – 1, Perú
Myosoma Brullé, 1846 – 11, Neotrópico
Myosomatoides Quicke, 1994 – 2, Sudamérica
Palabracon Quicke, 1988 – 3, Brasil, Costa Rica, Ecuador
Pheloura van Achterberg, 1989 – 1, Colombia
Sacirema Quicke, 1995 – 1, Colombia, Panamá
Vipio Latreille, 1804 – 16, Neotrópico

Subfamilia Cardiochilinae

Cardiochiles Nees, 1819
Hansonia Dangerfield, 1996, -2, México, Costa Rica
Heteropteron Brullé, 1846, -2, Neotrópico
Retusigaster Dangerfield, Austin & Whitfield, 1999
Schoenlandella Cameron, 1905
Toxoneuron Say, 1836
Wesmaelella Spinola, 1851 2, Brasil

Subfamilia Cenocoeliinae

Aulacodes Cresson, 1865 – 1, Cuba
Capitonius Brullé, 1846 – 9, Neotrópico
Cenocoelius Haliday, 1840 – 28, Neotrópico
Evaniomorpha Szépligeti, 1901 – 1, Brasil
Foenomorpha Szépligeti, 1904 – 4, Brasil, Colombia, Costa Rica, Panamá, Perú

Subfamilia Cheloninae

Ascogaster Wesmael, 1835 – 2, Neotrópico
Chelonus Panzer, 1806 – 36, Neotrópico
Dentigaster Zettel, 1990 – 6, Sudamérica
Fischeriella Zettel, 1990 – 1, Colombia, Ecuador
Leptochelonus Zettel, 1990 – 1, Chile
Phanerotoma Wesmael, 1838 – 36, Neotrópico
Phanerotomoides Zettel, 1990 – 1, Brasil, Colombia
Pseudophanerotoma Zettel, 1990 – 9, Neotrópico

Subfamilia Dirrhopinae

Dirrhope Förster, 1861 – México a Costa Rica

Subfamilia Doryctinae

Acanthorhogas Szépligeti, 1906 – 4, Neotrópico
Achterbergia Marsh, 1993 – Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa, Panamá
Acrophasmus Enderlein, 1912 – 8, Neotrópico
Aivalykus Nixon, 1838 – 4, Brasil, Costa Rica, Guayana Francesa, República Dominicana
Allorhogas Gahan 1912. – 24, Neotrópico
Amazondoryctes Barbalho y Penteado-Dias 1999 – 3, Costa Rica, Brasil
Angelica Marsh 2002. – 1, Costa Rica, Brasil
Aphelopsia Marsh, 1993 – 2, Ecuador, Guayana Francesa, Panamá
Araucania Marsh, 1993 – 2, Argentina, Colombia, Chile, Ecuador, Perú
Atopodoryctes Marsh, 1993 – 1, Caribe, Guayana Francesa
Barbalhoa Marsh 2002 – 2, Belice, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa
Binarea Brullé, 1846 – 4, Brasil, Paraguay, Perú
Bohartiellus Marsh, 1983 – 3, Brasil, Bolivia, Costa Rica
Caingangia Marsh, 1993 – 2, Costa Rica, Brasil, Guayana Francesa
Callihormius Ashmead, 1900 – 2, Caribe, Centroamérica
Canchim Barbalho y Penteado-Dias 1999 – 2, Brasil
Coiba Marsh, 1993 – 3, Caribe, Costa Rica, Panamá
Concortisella Roman 1924 – 2, Brasil, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa
Curtisella Spinola, 1853 – 7, Brasil, Perú, Costa Rica, Guyana, Guayana Francesa
Curtiselloides Marsh 2002 – 1, Costa Rica
Cyphodoryctes Marsh 1997 – 1, Brasil
Dapsilitas Braet, Barbalho y van Achterberg, 2003 – 2, Guayana Francesa
Dendrosoter Wesmael, 1838 +1, Colombia
Dicarinoryctes Braet y van Achterberg 2001 – 1, Guyana Francesa
Donquickeia Marsh, 1997 – 2, Neotrópico
Doryctes Haliday, 1836 – 7, Neotrópico
Ecphyloides Marsh, 1993 – 1, Brasil
Ecphylus Förster, 1862 – 27, Neotrópico
Embobracon van Achterberg, 1995 – 1, Panamá
Evaniodes Szépligeti, 1901 – 2, Neotrópico
Fritziella Marsh, 1993 – 1, Brasil
Glyptocolastes Ashmead, 1900 – 1, Costa Rica, Guayana Francesa, México
Guaygata Marsh, 1993 – 1, Caribe
Gymnobracon Szépligeti, 1902 – 7, Neotrópico
Hansonorum Marsh 2002 – 2, Costa Rica, Panamá
Hecabolus Curtis, 1834 – 2, Argentina, Costa Rica
Heerz Marsh, 1993 – 2, Costa Rica, Brasil
Heredius Marsh 2002 – 1 Costa Rica

Heterospathius Barbalho y Penteado-Dias, 1999 –4, Brasil, Costa Rica, Guayana Francesa
Heterospilus Haliday, 1836 –40 + 300, Neotrópico
Histeromeroides Marsh, 1993 – 1, Neotrópico
Holcobracon Cameron, 1905 –1, Caribe
Hybodoryctes Szépligeti, 1906 –1, Perú
Iare Barbalho y Penteado-Dias 2002 –4, Brasil, Costa Rica, Panamá
Janzenia Marsh, 1993 –1, Costa Rica, Guayana Francesa, Honduras, Nicaragua, Panamá
Johnsonius Marsh, 1993 –5, Costa Rica, Guayana Francesa, Perú, Venezuela
Jataiella Barbalho y Penteado-Dias, 1999 –1, Brasil
Labania Hedqvist, 1963 –4, Costa Rica, Ecuador, Honduras, Nicaragua
Lamquetia Braet, Barbalho y van Achterberg, 2003 –2, Guayana Francesa
Leluthia Cameron, 1887 –5, México, Costa Rica, Guayana Francesa, Panamá
Leptodoryctes Barbalho y Penteado-Dias 1999 – 2, Brasil, Guayana Francesa
Liobracon Szépligeti, 1901 –16, Neotrópico
Lissodoryctes Marsh, 2002, –1 Costa Rica
Lissopsius Marsh 2002, – 1 Costa Rica
Masonius Marsh, 1993 – 1, Costa Rica, Panamá
Megaloproctus Shulz, 1906 – 14, Neotrópico
Micrommatus Marsh, 1993 – 1, Brasil
Mixtec Marsh, 1993 –1, México
Monarea Szépligeti, 1904 – 3, Neotrópico
Monitoriella Hedqvist, 1963 – 5, México a Perú, Trinidad y Tobago
Monolexis Förster, 1862 –1, Argentina, Brasil, Colombia, Costa Rica
Mononeuron Fischer, 1981 – 1, Brasil
Nervellius Roman, 1924 – 4, Neotrópico
Neostaphius Braet, Barbalho y van Achterberg, 2003 –1, Guayana Francesa
Notiospathius Matthews y Marsh, 1973 – 28, Neotrópico
Odontobracon Cameron, 1887 –13, Neotrópico
Ondigus Braet, Barbalho y van Achterberg, 2003, –1, Guayana Francesa
Osmophila Szépligeti, 1902 – 3, Neotrópico
Pannuceus Marsh 2002, – 1 Costa Rica
Panama Marsh, 1993 – 1, Panamá
Parallorhogas Marsh, 1993 –1, Costa Rica
Pariodes Fischer, 1981 – 1, Brasil
Pedinotus Szépligeti, 1902 –9, Neotrópico
Percnobracon Kieffer, 1910 – 2, Argentina, México, Perú, Uruguay
Percnobraconoides Marsh, 1989 – 1, México
Pioscelus Muesebeck y Walkley 1951 –2, Brasil, Costa Rica, Panamá
Platydyctes Bárbalo y Penteado-Dias 2000 – 3, Brasil,

Costa Rica
Psenobolus Reinhard, 1885 – 3, Costa Rica, Brasil
Ptesimogaster Marsh, 1965 –4, México, Brasil, Caribe
Ptesimogastroides Braet y van Achterberg 2001 – 1, Guayana Francesa, Brasil
Rhaconotus Ruthe, 1854 –4, Neotrópico
Rimacollus Marsh 2002 –1, Costa Rica
Semirhytus Szépligeti, 1902 – 2, Neotrópico
Sericobracon Shaw, 1985 – 2, Trinidad y Tobago
Sharkeyella Marsh, 1993 – 1, Neotrópico
Shawius Marsh, 1993 –1, Brasil, Argentina
Spathiospilus Marsh 1999 –1, Brasil
Spathius Nees, 1818 –1, Colombia, Costa Rica
Stenocorse Marsh, 1968 – 1, Neotrópico
Tarasco Marsh, 1993 – 3, Brasil, México
Termitobracon Brues, 1923 – 1, Guyana, Panamá
Trigonophasmus Enderlein, 1912 – 7, Basil, Colombia, Costa Rica, Guayana Francesa, Perú
Tripteria Enderlein, 1912 – 1, Brasil, Colombia, Costa Rica, Guayana Francesa, Panamá
Tripteroides Marsh 2002 –1 Costa Rica
Vanderentiellus Marsh 2002 –1, Costa Rica
Verae Marsh, 1993 – 1, Brasil
Waitaca Marsh, 1993 – 1, Brasil
Whartoni Marsh, 1993 – 2 Brasil, Colombia, Guatemala, México
Whitfieldiellus Marsh, 1997 – 3, Brasil, Guatemala, México, Panamá
Ypsistocerus Cushman, 1923 – 1, Bolivia, Brasil

Subfamilia Euphorinae

Aridelus Marshall, 1887 –1, Neotropico
Betelgeuse Shaw, 1988 -3, México
Bracteodes de Saeger, 1946 + 1, Colombia, Costa Rica
Centistes Haliday, 1835 –2, Neotrópico
Centistina Enderlein, 1912 –2, Costa Rica
Centistoides van Achterberg, 1992 –1, Surinam
Chrysopophthorus Goidanich, 1948 – 4, Brasil, Caribe
Cosmophorus Ratzeburg, 1848
Cryptoxilos Viereck, 1911 –1, Brasil
Dinocampus Förster, 1862 –1, Neotrópico
Euphoriella Ashmead, 1900 –1, Neotropico
Lecythodella Enderlein, 1912 – 1, Colombia, Perú
Leiothron Nees, 1818 –4, Argentina, Colombia, México, Paraguay, Perú
Litostolus van Achterberg, 1985 +5, México, Colombia, Costa Rica
Marshiella Shaw, 1985 –3, Brasil, Costa Rica, México
Microctonus Wesmael, 1835 –9, Neotrópico
Orionis Shaw, 1985 –2 +5, Colombia, México, Panamá
Perilitus Nees, 1818 –10, Neotrópico
Peristenus Förster, 1862 +10, Colombia, Costa Rica

Plynops Shaw, 1996 –9, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador
Pygostolus Haliday, 1833 –2, Argentina, Costa Rica, México
Syntretus Förster, 1862 –2 +3 Colombia, Costa Rica, Honduras, México
Streblocera Westwood, 1833 –1, Perú
Townesilitus Haeselbarth y Loan, 1983 +5, Neotrópico
Wesmaelia Förster, 1862 –2, Costa Rica, Perú

Subfamilia Gnampodontinae

Gnamptodon Haliday, 1833 –1, Brasil
Pseudognampodon Fischer, 1964 –10, Brasil, Colombia, México

Subfamilia Helconinae

Aliolus Say, 1836 +1, Colombia
Diospilus Haliday, 1833 –4, +30, Argentina, Colombia, Costa Rica, México
Eubazus Nees, 1814 –3 +10, Argentina, Brasil, Colombia
Helcon Nees, 1814 –1 +1, México, Colombia
Nealiolus Mason, 1974 –1 +10, Colombia, México
Rinamba Cameron, 1912 –1, Costa Rica
Schizoprymnus Förster, 1862 +1, Colombia
Topaldios Papp, 1995 +2, Argentina
Triaspis Haliday, 1835 –15, Neotrópico
Urosigalphus Ashmead, 1888 –56 +100, Neotrópico
Vadum Mason, 1987 +1, Colombia
Vervoortihelcon van Achterberg, 1997
Wroughtonia Cameron, 1899 +1, Colombia

Subfamilia Homolobinae

Charmon Haliday, 1833 –2, Neotrópico
Charmontia van Achterberg, 1979 –1, Chile
Exasticolus van Achterberg, 1979 –4, Neotrópico
Homolobus Förster, 1862 –10, Neotrópico

Subfamilia Hormiinae

Allobracoon Gahan, 1915 –2, México, Perú, Brasil
Andesipolis Whitfield y Choi, 2004 –3, Chile
Aspilodemon Fischer, 1966. –6, Brasil, Colombia, Ecuador
Cantharoctonus Viereck, 1912 –1, Perú
Chremylus Haliday, 1833 –1, Argentina
Colastes Haliday, 1833 –5, Chile, Granada
Hormius Nees, 1818 –12, Neotrópico
Hydrangeocola Brethes, 1927 –11, Chile, Colombia
Lysitermus Förster, 1862 –2, México, San Vicente
Oncophanes Förster, 1862 –11, Neotrópico

Pambolus Haliday, 1836 –10, Neotrópico
Parahormius Nixon, 1940 –1, México
Pseudorhysipolis Scatolini, Pentead-Dias y van Achterberg, 2002 –9, Brasil, Guayana Francesa, Surinam, Panamá
Rhysipolis Förster, 1862 –3, Brasil, Colombia, México

Subfamilia Ichneutinae

Hebichneutes Sharkey y Wharton, 1994 –4, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, México
Helconichia Sharkey y Wharton, 1994 –3, Argentina, Brasil, Colombia, Ecuador
Lispixys Mason, 1994 –1, México, Perú, Colombia
Masonbeckia Sharkey y Wharton, 1994 –5, Argentina, Colombia, Ecuador, México, Venezuela
Muesonia Sharkey y Wharton, 1994 –3, Colombia, Ecuador, México, Venezuela
Oligoneurus Szépligeti, 1902 –2, Brasil, Colombia, Costa Rica, Perú
Paroligoneurus Muesebeck, 1931 –7, Colombia, Costa Rica, Ecuador, México
Proterops Wesmael, 1835 –1, Colombia, México

Subfamilia Macrocentrinae

Austrozele Roman, 1910 –4, Brasil, Colombia, Guyana, Ecuador
Dolichozele Viereck, 1911 –1, Brasil, Colombia, Guyana
Hymenochaonia Dalla Torre, 1898 –5, Neotrópico
Macrocentrus Curtis, 1833 –8, Neotrópico

Subfamilia Masoninae

Masona van Achterberg, 1995 –1, Neotrópico

Subfamilia Mendesellinae

Epsilogaster Whitfield y Mason, 1994 –7, Neotrópico
Mendesella Whitfield y Mason, 1994 –5, Bolivia, Brasil, Costa Rica, Ecuador

Subfamilia Meteorideinae

Meteoridea Ashmead, 1900 –2, Brasil, Panamá

Subfamilia Meteorinae

Meteor Haliday, 1835 –33, Neotrópico
Zele Curtis, 1832 –6, Neotrópico

Subfamilia Microgastrinae

- Alphomelon* Mason 1981 - 17, Neotrópico
Apanteles Förster, 1862 - 25, + 100 Neotrópico
Austrocotesia Austin y Dangerfield, 1992 - 2, Colombia, Ecuador
Choeras Mason, 1981 +1, Colombia, Costa Rica
Clarkinella Mason, 1981 - 1, Brasil, Trinidad y Tobago
Cotesia Cameron, 1891 - 21, Neotrópico
Cuneogaster Choi y Whitfield, 2005 - 1, Neotropico
Dasyllagon Muesebeck, 1958 - 2, Brasil, Colombia, Honduras
Deuterixys Mason, 1981 7, Neotropico
Diolcogaster Ashmead, 1900 - 7, Neotrópico
Distatrix Mason, 1981, -1, Mexico
Exix Mason, 1981 - 5, Brasil, Costa Rica, Ecuador, México, Perú
Exoryza Mason, 1981 - 1, Costa Rica
Fornicia Brullé, 1846 - 5, Neotrópico
Glyptapanteles Ashmead, 1905, +100 Neotrópico
Hypomicrogaster Ashmead, 1898 - 12, Neotrópico
Larissimus Nixon, 1965 - 1, Brasil, Guyana
Lathrapanteles Williams, 1985 - 1, Colombia, Perú
Microplitis Förster, 1862 - 6, Neotrópico
Papanteles Mason, 1981 - 2, Neotrópico
Parapanteles Ashmead, 1900, -1, +13 Costa Rica
Prasmodon Nixon, 1965 - 2, Brasil, Perú
Promicrogaster Brues y Richardson, 1913 - 11, Neotrópico
Protapanteles Ashmead, 1898 + 4, Neotrópico
Protomicroplitis Ashmead, 1898 - 4, Neotrópico
Pseudapanteles Ashmead, 1898 - 6, Neotrópico
Rhygoplitis Mason, 1981 - 1, Neotrópico
Sathon Mason, 1981, 2, Mexico, Ecuador
Sendaphne Nixon, 1965 - 5, Brasil, Colombia, México
Snellenius Westwood, 1882 - 4, Argentina, Brasil, Colombia, Perú
Teremys Mason, 1981 - 1, Costa Rica
Venanides Mason, 1981 - 1, Brasil, Colombia
Wilkinsonellus Mason, 1981 +1, Colombia, Costa Rica, Ecuador
Xanthapanteles Whitfield, 1995 - 1, Argentina
Xanthomicrogaster Cameron, 1911 - 4, Brasil, Guyana, México, Surinam
Xenogaster Mason, 1981 +1, Costa Rica

Subfamilia Microtypinae

- Neomicrotypus* Achterberg, 1992 - 1, Chile

Subfamilia Miracinae

- Mirax* Haliday, 1833 -4, Neotrópico

Subfamilia Opiinae

- Biosteres* Förster, 1862 -5, Neotrópico
Diachasmimorpha Viereck, 1913 - 4, Neotrópico
Doryctobracon Enderlein, 1920 -13, Neotrópico
Fopius Wharton, 1987 -2, Costa Rica
Lorenzopius van Achterberg y Salvo, 1997 -4, Argentina, Ecuador, Perú
Neotropopius Fischer, 1999 -1, Ecuador
Opius Wesmael, 1835 -348, Neotrópico
Phaedrotoma Förster, 1862 -42, Neotrópico
Psyttalia Walker, 1860 -2, Argentina, República Dominicana
Utetes Förster, 1862 6, -6, Brasil, Costa Rica, México, Perú

Subfamilia Orgilinae

- Antestrix* van Achterberg, 1987 -1, Argentina, Chile
Doryctorgilus Braet y van Achterberg, 2003 -1, Colombia, Guayana Francesa
Orgilus Haliday, 1833 -20, Neotrópico
Podorgilus van Achterberg, 1994 Bolivia, Brasil, Costa Rica, Guayana Francesa
Stantonina Ashmead, 1904 -31, Neotrópico

Subfamilia Rogadinae

- Aleiodes* Wesmael, 1838 -44, Neotrópico
Bulborogas van Achterberg, 1995 -3, Brasil, Ecuador, Panamá
Choreborogas Whitfield, 1990 -8, Colombia, México, Panamá, Perú
Clinocentrus Haliday, 1833 -3, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, San Vicente
Cystomastax Szépligeti, 1904 -4, Brasil, Colombia, Perú
Macrostomion Szépligeti, 1900 -1, Panamá
Polystenidea Viereck, 1911, +10, Neotropico México y Centro América
Pseudoyelicones van Achterberg, Pentead-Dias y Quicke, 1997 -3, Brasil, Costa Rica
Rogas Nees, 1818 -24, Neotrópico
Stiropius Cameron, 1911 -15, Neotrópico
Yelicones Cameron, 1887 -23, Neotrópico

Subfamilia Sigalphinae

Pselaphanus Szépligeti, 1902 – 1, Brasil
Sigalphus Latreille, 1802 – 1, Costa Rica

Superfamilia Chrysidoidea

Familia Plumariidae

Maplurius, Roig-Alsina, 1994 – 1, Argentina
Plumarius Philippi, 1873 – 16, Sudamérica
Plumaroides Brothers, 1974 – 1, Argentina

Familia Scolebythidae

Clystopsenella Kieffer, 1911 – 1, Costa Rica, Colombia y Brasil.
Dominibythus Prentice, Poinar y Milki, 1996 – 1, Brasil

Familia Bethylidae

Subfamilia Bethylinae

Goniozus Förster, 1856 – 25, Neotrópico.
Lytopsenella Kieffer, 1911 – 2, Chile.
Prosierola Kieffer, 1905 – 7, Neotrópico.

Subfamilia Epyrinae

Cephalonimiini

Cephalonomia Westwood, 1833 – 4, Sudamérica.
Plastanoxus Kieffer, 1905 – 1, Costa Rica
Prorops Waterson, 1923 – 1, Introducida en Brasil.

Epyrini

Rhabdepyris Kieffer, 1904 – 8, Centroamérica + Brasil.
Anisepyris Kieffer, 1905 – 23, Neotrópico.
Procalyosa Kieffer, 1905 – 1, Panamá.
Epyris Westwood, 1832

Epyris

s.s. - 12, Neotrópico

Artiepyris Kieffer, 1913 – 1, Centroamérica.
Aspidepyris Evans, 1964 – 1, Honduras.
Bakeriella Kieffer, 1910 – 9, Neotrópico.
Calyozina Enderlein, 1912 – 2, Panamá, Brasil.
Laelius Ashmead, 1893

Holepyris Kieffer, 1904 – 7, Neotrópico.

Sclerodermini

Alongatepyris Azevedo, 1992 – 1, Brasil.
Chilepyris Evans, 1964 – 1, Chile.
Glenosema Kieffer, 1905 – 1, Costa Rica.
Lepidosternopsis Ogoblin, 1912 – 2, Panamá, Brasil.
Scleroderma Latreille, 1809 – 4, Neotrópico.

Subfamilia Pristocerinae

Pristocera Klug, 1808 – 49, Neotrópico (Incluye *Apenesia* Westwood, 1874)
Acrepyris Kieffer, 1905 – 6, Centroamérica.
Dissomphalus Ashmead, 1893 – 47, Neotrópico.
Pseudisobrachium Kieffer, 1904 – 40, Neotrópico.

Familia Chrysididae

Subfamilia Cleptinae

Cleptes Latreille, 1802 – 1, Argentina.
Cleptidea Mocsary, 1904 – 15, Neotrópico.

Subfamilia Amiseginae

Adelphe Mocsary, 1890 – 37, Neotrópico.
Amisega Cameron, 1898 – 18, Neotrópico.
Anadelphe Kimsey, 1887 – 2, Neotrópico.
Duckeia Costa Lima, 1936 – 3, Brasil.
Nesogyne Krombein, 1937 – 1, República Dominicana.

Subfamilia Chrysidinae

Chrysidini

Caenochrysis Kimsey y Bohart, 1990 – 51, Neotrópico
Gaulea Boysson, 1910 – 1, Argentina.
Ipsiura Linsenmaier, 1959 – 37, Neotrópico
Exochrysis Bohart, 1966 – 12, Neotrópico.
Neochrysis Linsenmaier, 1959 – 20, Neotrópico.
Pleurochrysis Bohart, 1966 – 36, Neotrópico.
Pseudospinolia Linsenmaier, 1951 – 1, Chile.
Chrysis Linnaeus, 1758 – 20, Neotrópico.

Elampini

Exallopyga French, 1985 – 3, Neotrópico.
Elampus Spinola 1806 – 3, Centroamérica, Brasil
Hedychridium Abeille, 1878 – 3, Neotrópico.
Hedychrum Latreille, 1802 – 6, Neotrópico.

Holophris Mocsary, 1890 – 23, Neotrópico.
Holopyga Dahlbom, 1845 – 7, Neotrópico.
Muesebeckidium Krombein, 1969 – 1, Neotrópico.
Omalus Panzer, 1801 – 5, Neotrópico.

Familia Sclerogibbidae

Probethylus Ashmead, 1902 – 3, México, Trinidad,
 Colombia, Argentina
Sclerogigiba Riggio y De Stefani, 1888 – 8+, Neotrópico

Familia Dryinidae

Subfamilia Aphelopinae

Aphelopus Dalman, 1823 – 11, Neotrópico
Crovettia Olmi, 1984 – 10, Neotrópico

Subfamilia Anteoninae

Anteon Jurine, 1807 – 65, Neotrópico
Deinodryinus R. Perkins, 1907 – 100, Neotrópico
Lonchodryinus Kieffer, 1905 – 2, Costa Rica, Bolivia a
 Argentina
Metanteon Olmi, 1984 – 1, Argentina, Chile

Subfamilia Apodryininae

Apodryinus Olmi, 1984 – 1, Chile y Argentina

Subfamilia Bocchinae

Bocchus Ashmead, 1893 – 8, Neotrópico

Subfamilia Dryininae

Dryinus Latreille, 1804 – 89, Neotrópico
Gonadryinus Olmi, 1989 – 1, Centroamérica
Megadryinus Richards, 1953 – 2, Trinidad, Perú, Argentina
Thaumatodryinus R. Perkins, 1905 – 8, Neotrópico

Subfamilia Gonatopodinae

Adryinus Olmi, 1984 – 1, Martinica
Echthrodelpfax R. Perkins, 1903 – 1, Caribe
Esagonatopus Olmi, 1984 – 3, Brasil, Argentina
Eucamptonyx Perkins, 1907 – 8, Neotrópico
Gonatopus Ljungh, 1810 – 96, Neotrópico
Haplogonatopus R. Perkins, 1905 – 3, Neotrópico
Neodryinus R. Perkins, 1905 – 12, Neotrópico

Pareucamptonyx Olmi, 1989 – 2, Costa Rica a Brasil
Trichogonatopus Kieffer, 1913 – 11, Neotrópico

Familia Embolemidae

Ampulicomorpha Ashmead, 1833 – 1, Argentina
Embolemus Westwood, 1833 – 5, Neotrópico

Superfamilia Apoidea

Familia Sphecidae

Subfamilia Ampulicinae

Ampulicini

Ampulex Jurine, 1807 – 16, Neotrópico

Dolichurini

Dolichurus Latreille, 1809 – 2, Costa Rica, Colombia, Brasil
Paradolichurus Williams, 1960 – 4, México, Costa Rica,
 Colombia, Brasil

Subfamilia Sphecinae

Ammophilini

Ammophila W. Kirby, 1798 – 23, Neotrópico
Eremnophila Menke, 1964 – 9, Neotrópico
Podalonia Fernald, 1927 – 4, Centroamérica

Sceliphriini

Chalybion Dahlbom, 1843 – 2, Centroamérica, Perú
Chlorion Latreille, 1802 – 5, Neotrópico
Dynatus Lepeletier, 1845 – 4, Neotrópico
Penepodium Menke, 1976 – 22, Neotrópico
Podium Fabricius, 1804 – 22, Neotrópico
Sceliphron Klug, 1801 – 7, Neotrópico
Trigonopsis Perty, 1833 – 16, Neotrópico

Sphecini

Isodontia Patton, 1880 – 16, Neotrópico
Prionyx Vander Linden, 1827 – 15, Neotrópico
Sphex Linnaeus, 1758 – 30, Neotrópico

Stangeellini

Stangeella Menke, 1962 – 1, Brasil a Argentina, Chile

Familia Crabronidae

Subfamilia Astatinae

Astatini

Astata Latreille, 1796 – 22, Neotrópico
Diploplectron Fox, 1893 – 3, México
Dryudella Spinola, 1843 – 4, México
Uniplectron Parker, 1966 – 1, México

Subfamilia Bembecinae

Alyssontini

Alysson Panzer, 1906 – 2, México
Didineis Wesmael, 1852 – 1, Cuba

Bembecini

Bembix Fabricius, 1775 – 16, Neotrópico
Bicyrtes Lepeletier, 1845 – 23, Neotrópico
Carlobembix Willink, 1958 – 1, Argentina
Editha J. Parker, 1929 – 7, Sudamérica
Glenosticta Gillasp, 1962 – 4, México
Hemidula Burmeister, 1874 – 2, Argentina
Microbembex Patton, 1879 – 24, Neotrópico
Microstictia Gillasp, 1963 – 5, México
Rubrica J. Parker, 1929 – 4, Neotrópico
Selman J. Parker, 1929 – 1, Brasil, Argentina
Steniolia Say, 1837 – 3, México a Ecuador
Stictia Illiger, 1807 – 26, Neotrópico
Stictiella Parker, 1917 – 2, México
Trichostictia J. Parker, 1929 – 3, Perú, Chile, Argentina
Zyzzyx Pate, 1937 – 1, Perú, Chile, Argentina

Gorytini

Allogorytes R. Bohart, 2000 – 1, Argentina, Paraguay.
Argogorytes Ashmead, 1899 – 8, Costa Rica, Brasil, Paraguay
Aroliagorytes R. Bohart, 2000 – 1, Brasil.
Clitemnestra Spinola, 1851 – 52, Neotrópico.
Epigorytes R. Bohart, 2000 – 4, Costa Rica a Argentina
Harpactostigma Ashmead, 1889 – 1, Chile.
Harpactus Shuckard, 1837 – 1, México
Hoplisoides Gribodo, 1884 – 34, Neotrópico
Leiogorytes R. Bohart, 2000 – 1, México
Leuogorytes R. Bohart, 2000 – 1, Argentina
Liogorytes R. Bohart, 1967 – 11, Neotrópico
Megistommum Schulz, 1906 – 5, México a Argentina
Neogorytes R. Bohart, 1976 – 6, Costa Rica, Ecuador, Perú, Argentina

Paraphilanthus Vardy, 1995 – 1, Costa Rica
Psammaletes Pate, 1936 – 5, Neotrópico
Pseudoplisus Ashmead, 1899 – 10, México a Costa Rica
Pterygorytes R. Bohart, 1967 – 6, Colombia, Brasil
Sagenista R. Bohart, 1967 – 10, Neotrópico
Sphecius Dahlbom, 1843 – 5, México a Honduras, Brasil, Argentina
Stenogorytes Schrottky, 1911 – 14 Neotrópico
Stethogorytes R. Bohart, 2000 – 1, Costa Rica
Tanyoprymnus Cameron, 1905 – 1, México a Costa Rica
Trachogorytes R. Bohart, 2000 – 1, Costa Rica
Tretogorytes R. Bohart, 2000 – 1, Brasil

Heliocausini

Acanthocausus Fritz y Toro, 1976 – 1, Argentina
Heliocausus Kohl, 1892 – 3, sur de Sudamérica
Tiguipta Fritz y Toro, 1976 – 4, Brasil, Argentina, Paraguay

Mellinini

Mellinus Fabricius, 1790 – 8, México a Venezuela

Nyssonini

Antomartinezius Fritz, 1955 – 3, Brasil, Argentina
Cresson Pate, 1938 – 1, Chile
Epinysson Pate, 1935 – 12, Neotrópico
Foxia Ashmead, 1898 – 7, Neotrópico
Idionysson Pate, 1940 – 3, Sudamérica
Losada Pate, 1940 – 3, Venezuela a Paraguay
Metanysson Ashmead, 1899 – 11, Sudamérica
Neonysson R. Bohart, 1968 – 2, Chile
Nysson Latreille, 1802 – 1, México
Perisson Pate, 1938 – 1, Argentina
Zanysson Rohwer, 1921 – 15, Neotrópico

Stizini

Bembecinus A. Costa, 1859 – 12, Neotrópico

Subfamilia Crabroninae

Bothynostethini

Bothynostethus Kohl, 1884 – 9, México a Paraguay
Sanaviron Vardy, 1987 – 1, Argentina
Willinkiella Menke, 1968 – 2, Brasil, Argentina

Crabronini

Alinia Antropov, 1993 – 3, Venezuela a Argentina
Anacrabro Packard, 1866 – 13, Neotrópico

Chimila Pate, 1944 – 4, México, Costa Rica a Brasil, Bolivia
Crabro Fabricius, 1775 – 8, México a Costa Rica
Crossocerus Lepeletier y Brullé, 1835 – 24, Neotrópico
Echucoides Leclercq, 1957 – 2, Ecuador, Perú, Bolivia
Ectemnius Dahlbom, 1845 – 48, Neotrópico
Enoplolindenius Rohwer, 1911 – 16, Neotrópico
Entomocrabro Kohl, 1905 – 9, Neotrópico
Entomognathus Dahlbom, 1844 – 6, Centroamérica
Foxita Pate, 1942 – 17, Costa Rica a Paraguay
Holcorhopalum Cameron, 1904 – 8, Neotrópico
Huacrabro Leclercq, 2000 – 1, Jamaica
Huavea Pate, 1948 – 1, México
Lecrenierus Leclercq, 1979 – 11, Costa Rica a Argentina
Lestica Billberg, 1820 – 4, Neotrópico
Lindenius Lepeletier y Brullé, 1835 – 1, México
Minicrabro Leclercq, 2002 – 1, Costa Rica, Ecuador
Moniaecera Ashmead, 1899 – 1, México
Pae Pate, 1944 – 7, México a Argentina
Parataruma Kimsey, 1982 – 2, sur de México a Brasil
Podagritus Spinola, 1851 – 80, Neotrópico
Quexua Pate, 1942 – 14, Costa Rica a Brasil, Bolivia
Rhopalum Stephens, 1892 – 97, Neotrópico
Taruma Pate, 1944 – 1, México a Brasil
Tracheliodes Morawitz, 1866 – 5, México a Brasil y Paraguay

Larrini

Larra Fabricius, 1793 – 7, Neotrópico
Liris Fabricius, 1804 – 62, Neotrópico
Parapiagetia Kohl, 1897 – 2, Argentina, Paraguay
Tachysphex Kohl, 1883 – 40, Neotrópico
Tachytes Panzer, 1806 – 61, Neotrópico

Miscophini

Lyroda Say, 1837 – 5, Cuba, Hispaniola, Brasil, Ecuador
Miscophus Jurine, 1807 – 2, Costa Rica, Panamá, Brasil
Nitela Latreille, 1809 – 16, México a Argentina
Plenoculus Fox, 1893 – 4, México
Solierella Spinola, 1851 – 26, Neotrópico

Oxybelini

Oxybelus Latreille, 1796 – 70, Neotrópico

Scapheutini

R. Bohartella Menke, 1968 – 2, Costa Rica a Brasil
Scapheutes Handlirsch, 1887 – 3, Costa Rica a Argentina

Trypoxylini

Aulacophilus F. Smith, 1869 – 6, México a Brasil
Pison Jurine, 1808 – 43, Neotrópico
Pisonopsis W. Fox, 1893 – 3, Costa Rica, Argentina, Chile
Pisoxylon Menke, 1968 – 3, Colombia, Perú, Bolivia, Brasil
Trypoxylon Latreille, 1796 – 165, Neotrópico

Subfamilia Pemphredoninae

Pemphredonini

Ammoplanus Giraud, 1869 – 1, Chile
Araucastigmus Finnamore, 1995 – 3, Chile, Argentina
Aykhaustigmus Finnamore, 1995 – 4, Sudamérica.
Incastigmus Finnamore, 1995 – 25, Sudamérica.
Llaqhastigmus Finnamore, 1995 – 14 Sudamérica.
Microstigmus Ducke, 1907 – 28, Neotrópico
Parastigmus Antropov, 1992 – 4, Chile, Argentina
Passaloecus Shuckard, 1837 – 1, Brasil
Polemistus Saussure, 1892 – 2, México a Brasil
Spilomena Shuckard, 1838 – 17, Neotrópico
Stigmus Panzer, 1804 – 7, Neotrópico
Xysma Pate, 1937 – 2, Caribe, Costa Rica, Panamá, Ecuador, Brasil

Psenini

Mimumesa Malloch, 1933 – 3, Centroamérica, Caribe, Trinidad-Tobago
Pluto Pate, 1937 – 45, Región Neotropical
Psen Latreille, 1796 – 7, Cuba, México a Honduras, Peru, Brasil
Pseneo Malloch, 1933 – 20, Neotrópico
Psenulus Kohl, 1897 – 3, México a Brasil

Subfamilia Philanthinae

Aphilanthopini

Clypeadon Patton, 1897 – 1, México.

Cercerini

Cerceris Latreille, 1802 – 169, Neotrópico
Eucerceris Cresson, 1865 – 6, México a Panamá

Odontosphecini

Odontosphex Arnold, 1951 – 3, Bolivia, Argentina

Philanthini

Philanthus Fabricius, 1790 – 6, México a El Salvador, Caribe

Trachypus Klug, 1810 – 31, Neotrópico

Familia Colletidae

Subfamilia Colletinae

Brachyglossula Hedicke, 1922 – 4, Bolivia y Argentina

Colletes Latreille, 1802 – 90, Neotrópico

Eulonchopria Brèthes, 1909

Ethalonchopria Michener, 1989 – 2, Bolivia y Brasil

Eulonchopria Brèthes, 1909 – 3, Neotrópico

Leioproctus Smith, 1853 Aprox. 100, Perú a Argentina

Cephalocolletes Michener, 1989 – 5, Argentina

Chilicolletes Michener, 1989 – 2, Chile

Glossopasiphae Michener, 1989 – 1, Brasil

Halictanthrena Ducke, 1907 – 1, Brasil

Hexanthes Oglobin, 1948 – 1, Brasil y Argentina

Holmbergeria Jörgensen, 1912 – 2, Argentina,
Paraguay

Hoplocolletes Michener, 1965 – 1, Brasil

Kylopasiphae Michener, 1989 – 1, Argentina

Leioproctus s. str. 1, Brasil

Nomiocolletes Brèthes, 1909 – 5, Perú, Brasil,

Bolivia y Argentina

Perditomorpha Ashmead, 1899 – 45, Perú a Brasil

Protodiscelis Brèthes, 1909 – 5, Brasil y Paraguay

Pygopasiphae Michener, 1989 – 2, Argentina

Reedapis Michener, 1989 – 3, Chile

Sarocolletes Michener, 1989 – 9, Argentina

Spinolapis Moure, 1951 – 3, Chile y Argentina

Tetraglossula Oglobin, 1948 – 5, Brasil y Argentina

Torocolletes Michener, 1989 – 2, Chile

Lonchopria Vachal, 1905

Biglossa Friese, 1906 – 9, Colombia a Argentina

Ctenosibyne Moure, 1956 – 1, Brasil

Lonchoprella Michener, 1989 – 1, Argentina

Lonchopria s. str. – 4, Chile y Argentina

Porterapis Michener, 1989 – 1, Chile

Lonchorhyncha Michener, 1989 – 1, Ecuador

Mourecotelles Toro y Cabezas, 1977

Hemicotelles Toro y Cabezas, 1977 – 2, Argentina,
Chile

Mourecotelles Toro y Cabezas, 1977 – 8, Bolivia,
Chile y Argentina

Xanthocotelles Toro y Cabezas, 1979 – 11, Chile,
Argentina

Niltonia Moure, 1964 – 1, Brasil

Subfamilia Diphaglossinae

Tribu Caupolicanini

Caupolicana Spinola, 1851

Alayoapis Michener, 1966 – 1, Cuba

Caupolicana s. str. – 25, Sudamérica

Willinkapis Moure, 1953 – 2, Perú, Argentina

Zikanapis Moure, 1945 – 9, Neotrópico

Crawfordapis Moure, 1964 – 1, Centroamérica

Ptiloglossa Smith, 1853 – 30, Neotrópico

Diphaglossini

Cadeguala Reed, 1892 – 2, Bolivia, Chile y Argentina

Cadegualina Michener, 1986 – 2, Venezuela a Bolivia

Diphaglossa Spinola, 1851 – 1, Chile

Dissoglottini

Mydrosoma Smith, 1879 – 8, México a Brasil

Mydrosomella Michener, 1986 – 1, Argentina

Ptiloglossidia Moure, 1953 – 1, Brasil y Argentina

Subfamilia Hylaeinae

Hylaeus Fabricius, 1793

Cephylaeus Moure, 1972 – 1, Brasil

Gongyloprodopis Snelling, 1982 – 5, Sudamérica

Hylaeana Michener, 1954 – 20, Neotrópico

Hylaeopsis Michener, 1954 – 25 + Neotrópico

Orohylaeus Michener, 2000 – 1, Ecuador

Spatulariella Popov, 1939 – 1, Chile (introducida)

Subfamilia Xeromelissinae

Chilicolini

Chilicola Spinola, 1851

Anoediscelis Toro y Moldenke, 1979 – 15,
Neotrópico

Chilicola Spinola, 1851 – 4, Chile

Chilioediscelis Toro y Moldenke, 1979 – 3, Chile y
Argentina

Hylaeosoma Ashmead, 1898 – 8, Neotrópico

Oediscelis Philippi, 1866 – 20, Chile, Brasil,
Argentina

Oroediscelis Michener 2000 – 13, Sudamérica

Prosopoides Friese, 1908 – 2, Brasil, Paraguay

Pseudiscelis Friese, 1906 – 2, Argentina

Xenochilicola Toro y Moldenke, 1979 – 3, Chile

Xeromelissini

Chilimelissa Toro y Moldenke, 1979 – 18, Chile y Argentina

Xeromelissa Cockerell, 1926 – 1, Perú, Chile

Familia Andrenidae

Subfamilia Alocandreninae

Alocandrena Michener, 1986 – 1, Perú

Subfamilia Andreninae

Andrena Fabricius, 1775

Aporandrena Lanham, 1949 – 1, Panamá

Callandrena Cockerell, 1898 – 1, Centroamérica

Euherbstia Friese, 1925 – 1, Chile

Orphana Vachal, 1909 – 2, Chile

Subfamilia Oxaeinae

Oxaea Klug, 1807 – 8, Neotrópico

Protoxaea Cockerell y Porter, 1899

Notoxaea Hurd y Linsley, 1976 – 1, sur de Sudamérica

Mesoxaea Hurd y Linsley, 1976 – 3, Centroamérica

Subfamilia Panurginae

Calliopsini

Acamptopoeum Cockerell, 1905 – 9, Colombia a Argentina

Arhysosage Brèthes, 1922 – 3, Argentina

Calliopsis Smith, 1853

Calliopsis Smith, 1853 – 12, Canadá a Panamá

Ceroliopoeum Ruz, 1991 – 1, Argentina

Liopoeodes Ruz, 1991 – 1, Argentina

Liopoeum Friese, 1906 – 4, Chile y Argentina

Callonychium Brèthes, 1922

Callonychium Brèthes, 1922 – 7, Brasil, Paraguay y Argentina

Paranychium Toro y Herrera, 1980 – 5, Perú, Chile y Argentina

Litocalliopsis Roig-Alsina y Compagnucci, 2003 – 1, Argentina

Spinoliella Ashmead, 1899 – 6, Chile

Nolanomelissini

Nolanomelissa Rozen, 2003 – 1, Chile

Perditini

Perdita Smith, 1853

Perdita Smith, 1853 – 2, Canadá a Guatemala, Antillas

Protandrenini

Anthrenoides Ducke, 1907 – 8, Sudamérica

Chaeturginus Lucas de Oliveira y Moure, 1963 – 1, Brasil

Liphanthus Reed, 1894

Leptophanthus Ruz y Toro, 1983 – 8, Chile, Argentina

Liphanthus s. str. – 4, Chile

Melaliphanthus Ruz y Toro, 1983 – 2, Chile

Neoliphanthus Ruz y Toro, 1983 – 1, Argentina, Chile

Pseudoliphanthus Ruz y Toro, 1983 – 4, Chile, Argentina

Tricholiphanthus Ruz y Toro, 1983 – 1, Chile

Xenoliphanthus Ruz y Toro, 1983 – 4, Chile

Neffapis Ruz, 1995 – 1, Chile

Parapsaenythia Friese, 1908 – 2, Sudamérica

Protandrena Cockerell, 1896

Austropanurgus Toro, 1980 – 1, Chile

Heterosarus Robertson, 1918 – 8, Panamá, Sudamérica

Parasarus Ruz, 1993 – 3, Chile y Argentina

Pterosarus Timberlake, 1967 – 10, México a Guatemala

Psaenythia Gerstaecker, 1868 – 80?, sur de Sudamérica

Pseudopanurgus Cockerell, 1897 – 10, México a Costa Rica

Rhopitulus Ducke, 1907

Cephalurgus Moure y Lucas de Oliveira, 1962 – 5, Paraguay, Brasil

Rhopitulus s.s. 3, Brasil a Argentina

Protomeliturgini

Protomeliturga Ducke, 1912 – 1, Brasil

Familia Halictidae

Subfamilia Halictinae

Augochlorini

Andinaugochlora Eickwort, 1969

Andinaugochlora s. str. – 4, Neotrópico

Neocorynurella Engel y Klein, 1997 – 2, Colombia y Venezuela

Ariphanarthra Moure, 1951 – 1, Brasil y Paraguay

Augochlora Smith, 1853

Augochlora s.str. Smith, 1853 – 86, Neotrópico

Oxystoglossella Eickwort, 1969 – 27, Neotrópico

Augochlorella Sandhouse, 1937

Augochlorella s. str. 16, Neotrópico

Ceratalictus Moure, 1943 – 5, sur de Sudamérica
Pereirapis Moure, 1943 – 4, Panamá a Brasil
Augochlorodes Moure, 1958 – 1, Brasil
Augochloropsis Cockerell, 1897
Augochloropsis s. str. – 45, neotrópico
Paraugochloropsis Schrottky, 1906 – 90, Neotrópico
Caenoaugochlora Michener, 1954
Caenoaugochlora s. str. Michener, 1954 – 13, Neotrópico
Ctenaugochlora Eickwort, 1969 – 4, Neotrópico
Chlerogas Vachal, 1904 – 9, Perú
Chlerogella Michener, 1954
Chlerogella s. str. – 18, Neotrópico
Ischnomelissa Engel, 1997 – 6, Sudamérica
Chlerogelloides Engel, Brooks y Yanega 1997 – 2, Sudamérica
Corynura Spinola, 1851
Callistochlora Michener, 1964 – 4, Sudamérica
Corynura s. str. – 18, Chile
Halictillus Moure, 1947 – 3, Brasil
Megalopta Smith, 1853
Megalopta s. str. – 26, Neotrópico
Noctoraptor Engel, Brooks y Yanega, 1997 – 3, Neotrópico
Megaloptilla Moure y Hurd, 1987 – 2, Neotrópico
Megaloptidia Cockerell, 1900 – 3, Guyana Francesa, Brasil
Megommation Moure, 1943
Cleptommatom Engel, Brooks y Yanega, 1997 – 1, Neotrópico
Megommation s.str. Moure, 1943 – 1, sur de Neotrópico
Megaloptina Eickwort, 1969 – 2, Guyana Británica y Brasil
Stilbochlora Engel, Brooks y Yanega, 1997 – 1, Neotrópico
Micrommatom Moure, 1969 – 1, Brasil
Neocorynura Schrottky, 1910 – 65, Neotrópico
Paroxystoglossa Moure, 1940 – 10, sur de Sudamérica
Pseudaugochlora Michener, 1954 – 7, Texas a Argentina
Rhectomia Moure, 1947 – 4, Sudamérica
Rhinocorynura Schrottky, 1909 – 5, Sudamérica
Temnosoma Smith, 1853 – 7, EEUU a Argentina
Thectochlora Moure, 1940 – 1, Brasil, Paraguay
Xenochlora Engel, Brooks y Yanega, 1997 – 4, Sudamérica

Halictini

Agapostemon Guérin-Ménéville, 1844
Agapostemon s. str. – 43, Neotrópico
Agapostemonoides Roberts y Brooks, 1987 – 1, Neotrópico
Caenohalictus Cameron, 1903 – 47, Sudamérica
Dinagapostemon Moure y Hurd, 1982 – 8, Neotrópico

Habralictus Moure, 1941 – 21,
Habralictus s.str. 21, Centroamérica a Brasil
Zikaniella Moure, 1941 – 1, Brasil
Halictus Latreille, 1804 – 3, México a Venezuela
Odontalictus Robertson, 1918 – 2, Canadá a Colombia
Seladonia Robertson, 1918 – 2, Canadá a Colombia
Lasioglossum Curtis, 1833 – 46, Centro y Sudamérica
Eickwortia McGinley, 1999 – 2, México a Costa Rica
Evylaeus Robertson, 1902 – 3, Centroamérica
Lasioglossum Curtis, 1833 – 2, Panamá y Costa Rica
Dialictus Robertson, 1901 – 44, Centro y Sudamérica
Microsphecodes Eickwort y Stage, 1972 – 7, Caribe, Centroamérica a Colombia, Brasil
Paragapostemon Vachal, 1903 – 5, México a Colombia
Pseudagapostemon Schrottky, 1909
Brasilagapostemon Moure y Sakagami, 1984 – 3, Brasil
Neagapostemon Cure, 1989 – 6, Argentina y Brasil
Pseudagapostemon s. str. – 16, Argentina, Chile, Brasil
Ptilocleptis Michener, 1978 – 3, México a Brasil
Rhinetula Friese, 1922 – 1, Centroamérica a Bolivia
Ruizantheda Moure, 1964 – 4, Argentina, Chile, Brasil
Sphecodes Latreille, 1805 – 32, Neotrópico

Subfamilia Nomiinae

Nomia Latreille, 1804
Acunomia Cockerell, 1897 – 1, Cuba y Bahamas

Subfamilia Rophitinae

Ceblurgus Urban y Moure, 1993 – 1, Brasil
Penapis Michener, 1965 – 3, Chile
Goeletapis Rozen, 1997 – 1, Perú

Familia Megachilidae

Subfamilia Fideliinae

Fideliini
Neofidelia Moure y Michener, 1955 – 2, Chile

Subfamilia Megachilinae

Anthidiini
Anthidium Fabricius, 1804
Anthidium F. s. str. – 21, Neotrópico
Anthidiellum Cockerell, 1904

Anthidiellum s. str. – 2, Centroamérica
Anthodioctes Holmberg, 1903
Anthodioctes s.s. 18, Neotrópico
Bothranthidium Moure, 1947 – 1, Brasil y Paraguay
Dianthidium Cockerell, 1906
Adanthidium Moure, 1965
Deracanthidium Griswold y Michener, 1988
 México
Duckeanthidium Moure y Hurd, 1960 – 5, Sudamérica
Epanthidium Moure, 1947
Ananthidium Urban, 1991 – 2, sur de Sudamérica
Carlaticola Moure y Urban, 1990 – 3 Neotrópico
Epanthidium s. str. – 18, Sudamérica
Hoplostelis Dominique, 1898
Austrostelis Michener y Griswold, 1994 – 8,
 Neotrópico
Hoplostelis s. str. – 3, Neotrópico
Rhynostelis Moure y Urban, 1994–1, Brasil
Hypanthidioides Moure, 1947
Anthidulum Michener, 1948 – 4, Neotrópico
Ctenanthidium Urban, 1993 – 4, Sudamérica
Dichanthidium Moure, 1947 – 2, Argentina y Bolivia
Dicranthidium Moure y Urban, 1975 – 6, Colombia
 y Brasil
Hypanthidioides s. str. – 1, Brasil
Larocanthidium Urban, 1997 – 10, Sudamérica
Michanthidium Urban, 1994 – 2, Brasil y Argentina
Mielkeanthidium Urban, 1996 – 2, Brasil
Moureanthidium Urban, 1995 – 5, Brasil
Saranthidium Moure y Hurd, 1960 – 7, Neotrópico
Hypanthidium Cockerell, 1904
Hypanthidium s. str. 18, Neotrópico
Tylanthidium Urban, 1994 – 1, Brasil
Notanthidium Isensee, 1927
Allanthidium Moure, 1947 – 7, Perú a Argentina
Chrisanthidium Urban, 1997 – Argentina, Chile
Notanthidium s. str. – 1, Chile y Argentina
Paranthidium Cockerell y Cockerell, 1901
Paranthidium s. str. – 2, Centroamérica
Rapanthidium Michener, 1948 – 3, Centroamérica
Stelis Panzer, 1806
Dolichostelis Parker y Bohart, 1979 – 3, Neotrópico

Lithurgini

Lithurgus Berthold, 1827
Lithurgus s. str. – 1, (introducida) Brasil
Lithurgopsis Fox, 1902 – 4, Neotrópico
Microthurge Michener, 1983 – 4, Bolivia, Brasil, Argentina
Trichothurgus Moure, 1949 – 13, Sudamérica

Megachilini

Coelioxys Latreille, 1809

Acrocoelioxys Mitchell, 1973 – 25, Neotrópico
Boreocoelioxys Mitchell, 1973 – 3, Centroamérica
Cyrtocoelioxys Mitchell, 1973 – 40, Neotrópico
Glyptocoelioxys Mitchell, 1973 – 50+, Neotrópico
Haplocoelioxys Mitchell, 1973 – 4+, Neotrópico
Neocoelioxys Mitchell, 1973 – 7, Neotrópico
Platycoelioxys Mitchell, 1973 – 1, Neotrópico
Rhinocoelioxys Mitchell, 1973 – 10, Neotrópico
Synocoelioxys Mitchell, 1973 – 3+, México a Costa
 Rica

Megachile Latreille, 1802

Acentron Mitchell, 1934 – 17, EEUU, Neotrópico
Argyropile Mitchell, 1943 – 5, México a Costa Rica
Austromegachile Mitchell, 1934 – 25, Neotrópico
Callomegachile Michener, 1962 – 3, Antillas
Chelostomoides Robertson, 1901 – 10, Neotrópico
Chrysosaurus Mitchell, 1943 – 46, México a
 Argentina
Cressoniella Mitchell, 1934 – 15, México a
 Argentina
Dasymegachile Mitchell, 1943 – 20, Perú a Argentina
Eutricharaea Thomson, 1872 – 1, Antillas,
 Argentina, Chile
Leptorachis Mitchell, 1934 – 30, Neotrópico
Melanosarus Mitchell, 1934 – 10, Neotrópico
Moureapis Raw, 1980 – 8, S Sudamérica
Neochelynia Schrottky, 1920 – 17, Neotrópico
Pseudocentron Mitchell, 1934 – 80+, Neotrópico
Pseudomegachile Friese, 1898 – 1, Antillas
Ptilosaroides Mitchell, 1980 – 3, Panamá,
 Sudamérica
Ptilosarus Mitchell, 1943 – 12+, Neotrópico
Rhyssomegachile Mitchell, 1980 – 3, Sudamérica
Sayapis Titus, 1906 – 14, Neotrópico
Schrottkyapis Mitchell, 1980 – 1, Brasil, Paraguay
Stelodides Moure, 1953 – 1, Chile, Argentina
Trichurochile Mitchell, 1980 – 2, Bolivia, Brasil,
 Paraguay, Argentina?
Tylomegachile Moure, 1953 – 4, Neotrópico
Zonomegachile Mitchell, 1980 – 7+, Sudamérica

Osmiini

Heriades Spinola, 1808
Neotrypates Robertson, 1918 – 13+, Centroamérica
Osmia Panzer, 1806
Diceratasmia Robertson, 1903 – 2+, México a Costa
 Rica

Familia Apidae

Subfamilia Apinae

Anthophorini

- Anthophora* Latreille, 1803 – 13+, Neotrópico
Anthophoroides Cockerell y Cockerell, 1901 – 1, Centroamérica
Heliophila Klug, 1807 – 1, Centroamérica
Mystacanthophora Brooks, 1988 – 11, Neotrópico
Deltoptila LaBerge y Michener, 1963 – 10, Centroamérica

Apini

- Apis* Linneaus., 1758 – 1, Introducida

Bombini

- Bombus* Latreille, 1802 – 43, México a Argentina
Brachycephalibombus Williams, 1985 – 1, México a Honduras
Coccineobombus Skorikov, 1922 – 2, Ecuador a Argentina
Dasybombus Labougle y Ayala, 1985 – 3, México a Guatemala, Perú
Fervidobombus Skorikov, 1922 – 20, América
Funecribombus Skorikov, 1922 – 2, Sudamérica
Megabombus Dalla Torre, 1880 – 1, Chile, Argentina (Introducida)
Pyrobombus Dalla Torre, 1880 – 1, Centroamérica
Robustobombus Skorikov, 1922 – 5, Neotrópico
Rubicundobombus Skorikov, 1922 – 1, Sudamérica

Centridini

- Centris* Fabricius, 1804
Centris s. str. – 22, Neotrópico
Heterocentris Cockerell, 1899 – 20, Neotrópico
Melacentris Mouere, 1995 – 21, Neotrópico
Paracentris Cameron, 1903 – 20, América
Ptilocentris Snelling, 1984 – 1, Neotrópico
Ptilotopus Klug, 1810 – 18, Neotrópico
Trachina Klug, 1807 – 13, Neotrópico
Wagenknechtia Mouere, 1950 – 4, sur de Sudamérica
Xanthemisia Mouere, 1945 – 4, Neotrópico
Xerocentris Snelling, 1974 – 7, Chile, Perú
Epicharis Klug, 1807
Anepicharis Mouere, 1945 – 3, Brasil
Cyphepicharis Mouere, 1945 – 1, Brasil
Epicharana Michener, 1954 – 10+, Neotrópico
Epicharis s. str. – 3, Guyana a Brasil

- Epicharitides* Mouere, 1945 – 7, Neotrópico
Epicharoides Radoszkowski, 1884 – 4, Neotrópico
Hoplepicharis Mouere, 1945 – 4, Neotrópico
Parepicharis Mouere, 1945 – 2, Neotrópico
Triepicharis Mouere, 1945 – 2, Brasil

Emphorini

- Alepidosceles* Mouere, 1947 – 6, Brasil y Argentina
Ancylloscelis Latreille, 1829 – 16, Estados Unidos-Argentina
Diadasia Patton, 1879 – 15, Neotrópico
Diadasina Michener, 1954
Diadasina s. str. – 4, Brasil y Argentina
Leptometriella Roig-Alsina, 1998 – 1, Argentina
Meliphilopsis Roig-Alsina, 1994 – 2, Argentina
Melitoma Lepeletier y Serville, 1828 – 10, América
Melitomella Roig-Alsina, 1998 – 3, Panamá y Brasil
Ptilothrix Smith, 1853 – 10, Sudamérica
Toromelissa Roig-Alsina, 1998 – 1, Chile

Ericrocidini

- Acanthopus* Klug, 1807 – 5, Trinidad y Sudamérica Tropical
Aglaomelissa Snelling y Brooks, 1985 – 1, Costa Rica a Venezuela
Ctenioschelus Romand, 1840 – 2, Neotrópico
Epiclopus Spinola, 1851 – 3, Chile y Argentina
Hopliphora Lepeletier, 1841 – 9, Sudamérica
Mesocheira Lepeletier y Serville, 1825 – 6, México a Paraguay
Mesonychum Lepeletier y Serville, 1825 – 14, Perú, Brasil, Chile, Argentina
Mesoplia Lepeletier, 1841 – 23, América
Eumelissa Snelling y Brooks, 1985 – 6, Costa Rica a Sudamérica
Mesoplia s. str. – 17, Neotrópico

Eucerini

- Alloscirtetica* Holmberg, 1909
Alloscirtetica s. str. – 36, Sudamérica
Megascirtetica Mouere y Michener, 1955 – 1, Brasil
Canephorula Jöergensen, 1909 – 1, Argentina
Eucerinoda Michener y Mouere, 1957 – 1, Chile
Florilegus Robertson, 1900
Eufiorilegus Oglobin, 1955 – 5, Amazonas a Argentina
Florilegus s. str. – 6, Neotrópico
Floriraptor Mouere y Michener, 1955 – 1, Panamá a Argentina
Gaesischia Michener, LaBerge y Mouere, 1955
Dasyhalonia Michener, LaBerge y Mouere, 1955 – 2, Argentina

Gaesischia s. str. – 19, Brasil y Argentina
Gaesischiana Michener, LaBerge y Moure, 1955 – 3, América
Gaesischiopsis Michener, LaBerge y Moure, 1955 – 7, Brasil y Paraguay
Pachyhalonia Moure y Michener, 1955 – 3, Brasil y Argentina
Prodasyhalonia LaBerge, 1958 – 1, México
Gaesochira Moure y Michener, 1955 – 1, Sudamérica
Hamatothrix Urban, 1989 – 1, Argentina
Lophothygater Moure y Michener, 1955 – 1, Amazonas
Martinapis Cockerell, 1929
Svastropsis Moure y Michener, 1955 – 1, Argentina
Melissodes Latreille, 1829
Ecplectica Holmberg, 1884 – 8, Neotrópico
Eumelissodes LaBerge, 1956 – 12, Centroamérica
Melissodes s. str. – 10, Panamá, Trinidad, Guyana, Brasil
Melissoptila Holmberg, 1884
Comeptila Moure y Michener, 1955 – 3, Brasil a Argentina
Melissoptila s. str. – 1, Argentina
Ptilomelissa Moure, 1943 – 18, Neotrópico
Micronychapis Moure y Michener, 1955 – 1, Brasil
Pachysvastra Moure y Michener, 1955 – 1, Brasil
Peponapis Robertson, 1902 – 6, Neotrópico
Platysvastra Moure, 1967 – 1, Guyana
Santiago Urban, 1989 – 1, Brasil
Svastra Holmberg, 1884 – 3, Chile y Argentina
Epimelissodes Ashmead, 1899 – 2, Costa Rica
Svastra s. str. – 3, Chile y Argentina
Svastrides Michener, La Berge y Moure, 1955 – 5, Chile y Argentina
Svastrina Moure y Michener, 1955 – 1, Argentina
Thygater Holmberg, 1884
Nectarodiaeta Holmberg, 1903 – 2, Brasil y Argentina
Thygater s. str. – 23, Neotrópico
Trichocerapis Cockerell, 1904
Dithygater Moure y Michener, 1955 – 1, Brasil
Trichocerapis s. str. – 5, Brasil y Paraguay
Xenoglossa Smith, 1854
Xenoglossa s. str. – 5, América

Euglossini

Aglae Lepeletier y Serville, 1825 – 1, Panamá-Bolivia
Eufriesea Cockerell, 1908 – 52, Neotrópico
Euglossa Latreille, 1802 – 105, Neotrópico
Eulaema Lepeletier, 1841 – 13, Neotrópico
Exaerete Hoffmannsegg, 1817 – 6, Neotrópico

Exomalopsini

Anthophorula Cockerell, 1897
Isomalopsis Michener, y Moure, 1957 – 1, Argentina
Eremapis Ogloblin, 1956 – 1, Argentina
Chilimalopsis Toro, 1976 – 1, Chile
Exomalopsis Spinola, 1853
Diomalopsis Michenr y Moure, 1957 – 2, Brasil y Paraguay
Exomalopsis s. str. – 55, América
Phanomalopsis Michener y Moure, 1957 – 15, América
Stilbomalopsis Silveira, 1995 – 11, Centroamérica
Teratognatha Ogloblin, 1956 – 1, Argentina

Isepeolini

Isepeolus Cockerell, 1907 – 11, Colombia a Argentina
Melectoides Taschenberg, 1883 – 10, Argentina y Chile

Melectini

Xeromelecta Linsley, 1939
Nesomelecta Michener, 1948 – 1, Caribe

Meliponini

Camargoia Moure, 1989 – 1, Brasil
Cephalotrigona Schwarz, 1940 – 3, México a Argentina
Lestrimelitta Friese, 1903 – 10, México a Argentina
Melipona Illiger, 1806 – 40, México a Argentina
Meliwillea Roubik, Camargo y Lobo, 1997 – 1, Costa Rica, Panamá
Nannotrigona Cockerell, 1922 – 9, México a Brasil
Oxytrigona Cockerell, 1917 – 8, México a Bolivia
Paratrigona Schwarz, 1938 – 12, México a Argentina
Paratrigonoides Camargo y Roubik, 2005 – 1, Colombia
Partamona Schwarz, 1939 – 16, México a Brasil
Plebeia Schwarz, 1938
Nogueirapis Moure, 1961 – 3, Costa Rica a Brasil
Plebeia Schwarz, 1938 – 30, México a Argentina
Scaura Schwarz, 1938 – 4, México a Brasil
Schwarziana Moure, 1943 – 1, Brasil
Scaptotrigona Moure, 1942 – 25, México a Brasil
Trichotrigona Camargo y Moure, 1983 – 1, Amazonas
Trigona Jurine, 1807
Duckeola Moure, 1944 – 2, Brasil
Frieseomelitta R. von Ihering, 1912 – 10, México a Brasil
Geotrigona Moure, 1943 – 3, Neotrópico
Tetragona Lepeletier y Serville, 1828 – 13, México a Brasil
Tetragonisca Moure, 1947 – 4, Neotrópico
Trigona Jurine, 1807 – 30, Neotrópico
Trigonisca Moure, 1950 – 17, México a Paraguay

Osirini

Osirinus Roig-Alsina, 1989 – 3, Brasil a Argentina

Osiris Smith, 1854 – 21, Neotrópico

Parepeolus Ducke, 1912

Ecclitodes Roig-Alsina, 1989 – 2, Chile y Argentina

Parepeolus s. str. – 4, Brasil a Argentina

Protosiris Roig-Alsina, 1989 – 4, Panamá a Brasil

Protepeolini

Leiopodus Smith, 1854 – 4, Sudamérica

Rhathymini

Rhathymus Lepeletier y Serville, 1825 – 6, Neotrópico

Rhathymodes Engel, Michener y Rightmyer 2004 – 2, Neotrópico

Tapinotaspidini

Arhysoceble Moure, 1948 – 5, Brasil y Argentina

Caenonomada Ashmead, 1899 – 5, Brasil y Argentina

Chalepogenus Holmberg, 1903

Chalepogenus s. str. – 7, Chile y Argentina

Lanthanomelissa Holmberg, 1903 – 5, Brasil y Paraná

Monoeca Lepeletier y Serville, 1828 – 6, México a Brasil

Paratetrapedia Moure, 1957

Amphipedia Michener y Moure, 1957 – 1, Brasil

Lophopedia Michener y Moure, 1957 – 7, México a Brasil

Paratetrapedia s. str. – 14, Neotrópico

Tropidopedia Michener y Moure, 1957 – 2, Brasil

Xanthopedia Michener y Moure, 1957 – 5, México a Brasil

Tapinotaspis Holmberg, 1903 – 3, Brasil y Argentina

Tapinotaspoides Moure, 1944 – 4, Brasil, Paraguay, Argentina

Trigonopedia Moure, 1941 – 4, Brasil

Tetrapedini

Coelioxoides Cresson, 1878 – 3, Neotrópico

Tetrapedia Klug, 1810 – 13, Neotrópico

Subfamilia Nomadinae

Brachynomadini

Brachynomada Holmberg, 1886

Brachynomada s. str. – 8, Sudamérica

Kelita Sandhouse, 1943

Kelita s. str. 4, Chile

Spinokelita Rozen, 1997 – 1, Argentina

Trichonomada Michener, 1996 – 1, Brasil

Caenoprosopidini

Caenoprosopina Roig-Alsina, 1987 – 1, Argentina

Caenoprosopis Holmberg, 1886 – 1, Brasil a Argentina

Epeolini

Doeringiella Holmberg, 1886

Doeringiella s. str. 31, Perú a Chile y Argentina

Pseudepeolus Holmberg, 1886 – 2, Brasil y Argentina

Triepeolus Robertson, 1901 – 10, Sudamérica

Epeolus Latreille, 1802

Epeolus s. str. – 25, Neotrópico

Trophocleptria Holmberg, 1886 – 4, Neotrópico

Odyneropsis Schrottky, 1902 – 9, Centro y Sudamérica

Rhinepeolus Moure, 1955 – 1, Sudamérica

Rhogepeolus Moure, 1955 – 1, Argentina

Thalestria Smith, 1854 – 1, Neotrópico

Nomadini

Nomada Scopoli, 1770 – 33, Neotrópico

Subfamilia Xylocopinae

Ceratinini

Ceratina Latreille, 1802

Calloceratina Cockerell, 1924 – 10, EEUU, Neotrópico

Ceratinula Moure, 1941 – 25+, Neotrópico

Crewella Cockerell, 1903 – 12, Neotrópico

Rhysoceratina Michener, 2000 – 5, sur de Sudamérica

Zadontomerus Ashmead, 1899 – 6, Centroamérica

Manueliini

Manuelia Vachal, 1905 – 3, Chile y Argentina

Xylocopini

Xylocopa Latreille, 1802

Cirroxylocopa Hurd y Moure, 1963 – 1, Brasil y Paraguay

Dasyxylocopa Hurd y Moure, 1963 – 1, Brasil a Argentina

Diaxylocopa Hurd y Moure, 1963 – 1, Brasil
Monoxylocopa Hurd y Moure, 1963 – 1, Brasil
Nanoxylocopa Hurd y Moure, 1963 – 1, Bolivia, Brasil a Argentina
Neoxylocopa Michener, 1954 – 49, EEUU a Argentina, Caribe, Galápagos
Notoxylocopa Hurd, 1956 – 2, Estados Unidos a Ecuador
Schoenherria Lepeletier, 1841 – 29, Neotrópico
Stenoxylocopa Hurd y Moure, 1960 – 6, Neotrópico
Xylocopoda Hurd y Moure, 1963 – 2, Brasil
Xylocopoides Michener, 1954 – 5, México a Costa Rica
Xylocopsis Hurd y Moure, 1963 – 1, Brasil, Paraguay, Argentina

Superfamilia Vespoidea

Familia Sierolomorphidae

Subfamilia Sierolomorphinae

Sierolomorpha Ashmead, 1903 – 5, Centroamérica

Familia Tiphidae

Subfamilia Anthoboscinae

Anthosila Genise, 1984 – 8, Sudamérica
Calchaquila Genise, 1984 – 3, Argentina
Cosila Guérin, 1838 – 2, Brasil y Chile
Tiphiodes Bréthes, 1913 – 3, Bolivia y Argentina

Subfamilia Brachycistidinae

Quemaya Pate, 1947 – 1, México a Costa Rica

Subfamilia Methocinae

Methoca Latreille, 1809

Subfamilia Myzininae

Myzinum Latreille, 1803
Pterombrus Smith, 1869

Subfamilia Tiphinae

Epomidiopteron Romand, 1836 – 1, Sudamérica

Mallochessa Allen, 1972 – 3, Brasil y Argentina
Megatiphia Kimsey, 1993 – 1, Perú
Paratiphia Sichel, 1864 – 2, México a Costa Rica
Tiphia Fabricius, 1775 – 96, Neotrópico

Subfamilia Thynninae

Aelurus Klug, 1842
Ammodromus Guérin, 1838
Anodontyra Westwood, 1835
Argenthynnus Genise, 1991 – 1, Argentina
Atopothyynnus Kimsey, 1991
Brethyynnus Genise, 1991 – 4, sur de Sudamérica
Chrysothyynnus Turner, 1910
Dolichothyynnus Turner, 1910
Elaphroptera Guérin, 1838 – 20, sur de Sudamérica
Eucyrtothyynnus Turner, 1910
Glottynnus Genise, 1991 – 1, Argentina
Glottynoides Kimsey, 1991 – 1, Argentina
Merithynnus Kimsey, 1991
Mesothyynnus Kimsey, 1991
Ornepetes Guérin, 1838
Parelaphroptera Turner, 1910
Pseudaelaphroptera Ashmead, 1903
Rostryynnus Genise, 1991
Scotaena Klug, 1810
Spilothyynnus Ashmead, 1903
Telephoromyia Guérin, 1838
Upa Kimsey, 1991 – 1, Brasil, Paraguay, Argentina
Zeena Kimsey, 1991 – 3, Brasil

Familia Sapygidae

Subfamilia Sapyginae

Araucania Pate, 1947 – 1, Chile
Huarpea Pate, 1947 – 4, Argentina
Polochrum Spinola, 1806
Polochridium Gussakovskji, 1933

Familia Mutillidae

Subfamilia Sphaerophthalminae

Sphaerophthalmini

Allotila Schuster, 1949 – 1, Argentina
Ancipitotilla Mickel, 1952 – 1, Guyana
Anomophotopsis Schuster, 1949 – 1, Argentina
Atillum André, 1903 – 52, sur de Sudamérica
Calomutilla Mickel, 1952 – 4, México, Brasil, Guyana

Chaetotilla Schuster, 1949 – 1, Argentina
Darditilla Casal, 1965 – 38, Bolivia a Argentina
Dimorphomutilla Ashmead, 1903 – 12, Chile y Argentina
Euspinolia Ashmead, 1903 – 14, Perú, Chile, Argentina
Gurisita Casal, 1970 – 1, Argentina
Hoplocrates Mickel, 1937 – 39, Neotrópico
Hoplognathoca Suarez, 1962 – 5, México a Ecuador
Hoplomutilla Ashmead, 1899 – 94, Neotrópico
Horcomutilla Casal, 1962 – 14, Panamá y Sudamérica
Invreiella Suárez, 1966 – 2, México
Lynchiatilla Casal, 1963 – 9, sur de Sudamérica
Mickelia Suárez, 1966 – 2, Brasil
Pappognatha Mickel, 1939 – 13, Panamá y Sudamérica
Patquiatilla Casal, 1962 – 2, Argentina
Pertyella Mickel, 1952 – 14, Panamá y Sudamérica
Pseudomethoca Ashmead, 1896 – 50, México a Guyana
Seabratilla Casal, 1963 – 1, Brasil
Sphinctopsis Mickel, 1928 – 23, Perú a Argentina
Tallium André, 1903 – 34, Bolivia a Argentina
Vianatilla Casal, 1962 – 3, Brasil, Argentina
Acanthophotopsis Schuster, 1958 – 2, México
Acrophotopsis Schuster, 1958 – 2, México
Cephalomutilla André, 1908 – 11, sur de Sudamérica
Ceratophotopsis Schuster, 1949 – 2, Paraguay y Brasil
Dasytmutilla Ashmead, 1899 – 53, Neotrópico
Dilophotopsis Schuster, 1958 – 3, México
Huacotilla Casal, 1962 – 2, Argentina
Leucospilomutilla Ashmead, 1903 – 3, Guyana a Paraguay
Limaytilla Casal, 1964 – 3, Argentina
Lomachaeta Mickel, 1936 – 4, México y Argentina
Lophomutilla Mickel, 1952 – 18, Sudamérica
Lophostigma Mickel, 1952 – 10, Panamá y Sudamérica
Nanotopsis Schuster, 1949 – 2, Brasil
Neomutilla Reed, 1898 – 1, Chile
Odontophotopsis Viereck, 1903
Odontophotopsis s. str. 19, México
Photomorphus Viereck, 1930
Photomorphina Schuster, 1952 – 10, México y Guatemala
Xenomorphus Schuster, 1958 – 1, México
Protophotopsis Schuster, 1946
Protophotopsiella Schuster, 1949 – 1, Brasil y Argentina
Ptilomutilla André, 1905 – 3, Paraguay y Brasil
Reedomutilla Mickel, 1964 – 5, Chile y Argentina
Scaptodactyla Burmeister, 1875 – 6, Argentina, Uruguay y Paraguay
Scaptopoda Lynch, 1878 – 1, Argentina
Sphaerophthalma Blake, 1871
 Xenophotopsis Schuster, 1958 – 1, México
 Micromutilla Ashmead, 1899 – 4, México
 Photopsis Blake, 1871 – 27, México, Galápagos, Chile
 Photopsioides Schuster, 1958 – 1, México
Suareztilia Casal, 1968 – 9, Bolivia a Argentina

Tobantilla Casal, 1964 – 3, Argentina
Traumatomutilla André, 1901 – 176, Sudamérica
Xystromutilla André, 1905 – 8, Neotrópico

Sphaerolphtamini

Incertae sedis 104 distribuidas en *Pseudomethoca* y *Traumatomutilla*

Subfamilia Mutillinae

Mutillini

Timulla Ashmead, 1899
Timulla s. str. 173, Neotrópico

Ephutini

Ephuamelia Casal, 1968 – 2, Uruguay y Argentina
Ephuchaya Casal, 1968 – 1, Uruguay y Argentina
Ephuseabra Casal, 1968 – 1, Brasil y Argentina
Ephuswarezia Casal, 1968 – 6, sur de Sudamérica
Ephuta Say, 1836
 Arcasina Nagy, 1970 – 1, Surinam
 Ephuta s. str. 207 – Neotrópico

Mutillinae incertae sedis 43

Familia Pompilidae

Subfamilia Ceropalinae

Ceropales Latreille, 1796 – 8, Sudamérica
Irenangelus Schulz, 1906 – 10, Neotrópico

Subfamilia Notocyphinae

Notocyphus Smith, 1855 – 34, Neotrópico

Subfamilia Epipompilinae

Epipompilus Kohl, 1884 – 16, Neotrópico

Subfamilia Pompilinae

Aporini

Aporus Spinola, 1808
 Aporus s. s. – 10, Centroamérica, Colombia
 Allaporus Banks, 1933 – 8, México
 Cosmiaporus Bradley, 1944 – 2, Brasil
 Neoplaniceps Bradley, 1944 – 6, Antillas

Notoplaniceps Bradley, 1944 – 3, Panamá a Brasil
Aspidaporus Bradley, 1944 – 2, Brasil
Drepanaporus Bradley, 1944 – 1, Cuba
Euplaniceps Haupt, 1930 – 12, Sudamérica
Psorthaspis Banks, 1919 – 27, Centroamérica, Antillas, Colombia
Rhabdaporus Bradley, 1944 – 1, Brasil

Pompilini

Agenioideus Ashmead, 1902 – 3, Centroamérica, sur de Sudamérica
Agenioideus s.s. – 1, Mesoamérica
Enkbansia Evans, 1965 – 2, Brasil, Paraguay
Allochaes Banks, 1917 – 1, México
Ammosphex Wilcke, 1942 – 1, Centroamérica
Anoplius Dufour, 1834
Anopliodes Banks, 1939 – 4, Centroamérica, Caribe, Sudamérica
Anoplius s.s. – 12, Neotrópico
Arachnophroctonus Howard, 1901 – 42, Neotrópico
Lophopompilus Radoszkowski, 1887 – 3, México a Guatemala, Caribe
Notiochaes Banks, 1917 – 2, Neotrópico
Aplochaes Banks, 1944 – 2, Honduras a Brasil
Aporinellus Banks, 1911 – 4, Centroamérica, Brasil
Arachnospila Kinkaid, 1900 – 3, México + 3, Perú a Argentina
Aridestus Banks, 1947 – 1, Paraguay
Austrochaes Banks, 1947 – 8, Sudamérica
Balboana Banks, 1944 – 10, Neotrópico
Chalcochaes Banks, 1917 – 2, México
Dicranoplius Haupt, 1950 – 9, Trinidad, Brasil al sur
Episyron Schiodte, 1837 – 1, Centroamérica, Perú a Argentina
Evagetes Lepeletier, 1845 – 4, Centroamérica, sur de Sudamérica
Neanoplius Banks, 1947 – 1, Brasil
Paracyphononyx Gribodo, 1884 – 13, Sudamérica
Poecilopompilus Howard, 1901 – 18, Neotrópico
Priochilus Banks, 1944 – 21, Neotrópico
Tachypompilus Ashmead, 1902 – 13, Neotrópico
Tastiotenia Evans, 1950 – 1, México

Subfamilia Ctenoceratinae

Abernessia Arlé, 1947 – 1, Brasil
Lepidocnemis Haupt, 1930 – 1, Argentina

Subfamilia Pepsinae

Pepsini

Adirostes Banks, 1946 – 4, Perú
Aimatocare Roig-Alsina, 1989 – 5, Sudamérica

Anacyphononyx Banks, 1946 – 5, Brasil, Argentina
Caliadurgus Pate, 1946 – 25, Neotrópico
Calopompilus Ashmead, 1900 – 1, México a Guatemala
Chirodamus Haliday, 1837 – 5, Venezuela a Argentina
Dipogon Fox, 1897 – 4, Colombia, Brasil
Entypus Dahlbom, 1843 – 21, Colombia a Argentina
Hemipepsis Bradley, 1944 – 4 – México a Colombia
Minagenia Banks, 1934 – 6, Trinidad, Colombia a Brasil
Pepsis Fabricius, 1805 – 150, Neotrópico
Plagicurgus Roig-Alsina, 1982 – 2, Brasil a Argentina
Pompilocalus Roig-Alsina, 1989 – 28, Sudamérica
Priocnemis Schiodte, 1837 – 4, Cuba, Centroamérica Sudamérica
Priocnessus Banks, 1925 – 30, Neotrópico
Spichtostethus Kohl, 1884 – 11, sur de Sudamérica

Ageniellini

Ageniella Banks, 1912
Ageniella s.s. – 8, Neotrópico
Alasagenia Banks, 1944 – 5, Neotrópico
Ameragenia Banks, 1945 – 16, Neotrópico
Cyrtagenia Evans, 1973 – 2, Perú a Argentina
Lyssagenia Banks, 1946 – 3, Neotrópico
Nemagenia Banks, 1944 – 1, Neotrópico
Priophanes Banks, 1944 – 19, Neotrópico
Atopagenia Wasbauer, 1987 – 1, Costa Rica, Panamá
Auplopus Spinola, 1841 – 101, Neotrópico
Dimorphagenia Evans, 1973 – 1, Ecuador
Mystacagenia Evans, 1973 – 4, Panamá, Brasil, Perú
Phanochilus Banks, 1944 – 4, Sudamérica
Priocnemella Banks, 1925 – 12, Neotrópico

Incertae sedis:

Hypoferreola Ashmead, 1902 – 2, Ecuador, Argentina

Familia Rhopalosomatidae

Rhopalosoma Cresson, 1865 – 17, Neotrópico
Olixon Cameron, 1887 – 2, Neotrópico
Liosphex Townes, 1977 – 1, Brasil

Familia Bradynobaenidae

Subfamilia Bradynobaeninae

Bradynobaenus Spinola, 1851 – 7, Chile y Argentina

Subfamilia Typhoctinae

Typhoctini

Typhoctes Ashmead, 1899 – 3, Centroamérica
Typhoctoides Brothers, 1974 – 1, Bolivia, Chile, Argentina

Eotillini

Eotilla Schuster, 1949 – 3, Argentina
Prototilla Schuster, 1949 – 1, Argentina

Familia Formicidae

Subfamilia Agroecomyrmecinae

Agroecomyrmecini

Tatuidris Brown y Kempf, 1968 – 3, Centroamérica y Colombia

Subfamilia Amblyoponinae

Amblyoponini

Amblyopone Erichson, 1842 – 12, Neotrópico
Prionopelta Mayr, 1866 – 4, Neotrópico
Paraprionopelta Kusnezov, 1955 – 1, Argentina

Subfamilia Cerapachyinae

Acanthostichini

Acantostichus Mayr, 1887 – 11, Neotrópico

Cerapachyini

Cerapachys F. Smith, 1857 – 4, Neotrópico
Sphinctomyrmex Mayr, 1866 – 1, Brasil

Cylindromyrmecini

Cylindromyrmex Mayr, 1870 – 10, Neotrópico

Subfamilia Dolichoderinae

Dolichoderini

Anillidris Santschi, 1936 – 1, Argentina
Azteca Forel, 1878 – 70, Neotrópico
Bothryomyrmex Emery, 1869 – 1, Costa Rica
Dolichoderus Lund, 1831 – 54, Neotrópico
Dorymyrmex Mayr, 1866 – 41, Neotrópico
Forelius Emery, 1888 – 16, Neotrópico

Gracilidris Wild y Cuezso, 2006 – 1, Paraguay, Brasil, Argentina

Linepithema Mayr, 1866 – 14, Neotrópico

Tapinoma Förster, 1850 – 11, Neotrópico

Technomyrmex Mayr, 1870 – 1, Panamá

Subfamilia Ecitoninae

Cheliomyrmecini

Cheliomyrmex Mayr, 1870 – 4, Neotrópico

Ecitonini

Eciton Latreille, 1804 – 12, Neotrópico
Labidus Jurine, 1807 – 8, Neotrópico
Neivamyrmex Borgmeier, 1955 – 103, Neotrópico
Nomamyrmex Borgmeier, 1936 – 2, Neotrópico

Subfamilia Ectatomminae

Ectatommini

Ectatomma F. Smith, 1858 – 14, Neotrópico
Gnamptogenys Roger, 1863 – 90, Neotrópico

Typhlomymecini

Typhlomymex Mayr, 1862 – 8, Neotrópico

Subfamilia Formicinae

Camponotini

Camponotus Mayr, 1861 – 350, Neotrópico

Gigantiopini

Gigantiops Roger, 1863 – 1, Neotrópico

Lasiini

Acropyga Roger, 1862 – 27, Neotrópico
Anoplolepis Santschi, 1914 – 1, introducida
Lasiophanes Emery, 1895 – 4, Argentina
Prenolepis Mayr, 1861 – 1, México

Plagiolepidini

Brachymyrmex Mayr, 1868 – 35, Neotrópico
Myrmelachista Roger, 1863 – 47, Neotrópico

Paratrechina Motschulsky, 1893 – 24, Neotrópico

Subfamilia Heteroponerinae

Heteroponerini

Acanthoponera Mayr, 1882 – 4, Neotrópico

Heteroponera Mayr, 1877 – 12, Neotrópico

Subfamilia Leptanilloidinae

Asphinctanilloides Brandão, Agosti y Blum, 1999 – 3, Brasil

Leptanilloides Mann, 1923 – 7, Costa Rica y Sudamérica

Subfamilia Myrmicinae

Adelomyrmecini

Adelomyrmex Emery, 1897 – 16, Neotrópico

Cryptomyrmex Fernández, 2004 – 2, Brasil y Paraguay

Attini

Acromyrmex Mayr, 1865 – 25, Neotrópico

Apterostigma Mayr, 1865 – 40, Neotrópico

Atta Fabricius, 1804 – 14, Neotrópico

Cyphomyrmex Mayr, 1862 – 36, Neotrópico

Mycetagroicus Brandão y Mayhé-Nunes, 2001 – 4, Brasil

Mycetarotes Emery, 1913 – 2, Brasil

Mycetophylax Emery, 1913 – 6, Sudamérica

Mycetosoritis Wheeler, 1907 – 3, Brasil y Argentina

Mycocepurus Forel, 1893 – 4, Neotrópico

Myrmicocrypta F. Smith, 1860 – 24, Neotrópico

Pseudoatta Gallardo, 1916 – 1, Argentina

Sericomyrmex Mayr, 1865 – 19, Neotrópico

Trachymyrmex Forel, 1893 – 36, Neotrópico

Basicerotini

Basiceros Schulz, 1906 – 6, Neotrópico

Eurhopalothrix Brown y Kempf, 1961 – 10, Neotrópico

Octostruma Forel, 1912 – 11, Neotrópico

Protalaridris Brown, 1980 – 1, Colombia y Ecuador

Rhopalothrix Mayr, 1870 – 8, Neotrópico

Talaridris Weber, 1941 – 1, Neotrópico

Blepharidattini

Blepharidatta Wheeler, 1915 – 5, Sudamérica

Wasmannia Forel, 1893 – 10, Neotrópico

Cephalotini

Cephalotes Latreille, 1802 – 160, Neotrópico

Procryptocerus Emery, 1887 – 40, Neotrópico

Crematogastrini

Crematogaster Lund, 1831 – 72, Neotrópico

Dacetini

Acanthognathus Mayr, 1887 – 6, Neotrópico

Daceton Perty, 1833 – 1, Neotrópico

Pyramica Roger, 1862 – 100, Neotrópico

Strumigenys F. Smith, 1860 – 82, Neotrópico

Formicoxenini

Cardiocondyla Emery, 1869 – 2, Neotrópico

Nesomyrmex Wheeler, 1910 – 86, Neotrópico

Ochetomyrmex Mayr, 1877 – 2, Sudamérica

Temnothorax Mayr, 1861 –

Xenomyrmex Forel, 1855 – 2, Neotrópico

Lenomyrmecini

Lenomyrmex Fernández y Palacio, 1999 – 6, Costa Rica a Ecuador

Metaponini

Xenomyrmex Forel, 1884 – 2, Centroamérica

Myrmecini

Perissomyrmex M. R. Smith, 1947 – 1, Centroamérica

Myrmicini

Hylomyrma Forel, 1912 – 13, Neotrópico

Pogonomyrmex Mayr, 1868 – 34, Neotrópico

Phalacromyrmecini

Phalacromyrmex Kempf, 1960 – 1, Brasil

Pheidolini

Aphaenogaster Mayr, 1853 – 4, Centroamérica y Colombia

Pheidole Westwood, 1839 – 463, Neotrópico

Solenopsidini

Allomerus Mayr, 1878 – 3, Neotrópico

Carebara Westwood, 1840 – 25, Neotrópico

Megalomyrmex Forel, 1885 – 34, Neotrópico
Monomorium Mayr, 1855 – 25, Neotrópico
Oxyepoecus Santschi, 1926 – 11, Neotrópico
Solenopsis Westwood, 1840 – 95, Neotrópico
Tranopelta Mayr, 1866 – 2, Neotrópico

Stenammini

Bariamyrma Lattke, 1990 – 1, Venezuela
Lachnomyrmex Wheeler, 1910 – 3, Neotrópico
Rogeria Emery, 1915 – 21, Neotrópico
Stenamma Westwood, 1839 – 5, México a Colombia

Stegomyrmecini

Stegomyrmex Emery, 1912 – 2, Panamá y Sudamérica

Tetramoriini

Tetramorium Mayr, 1855 – 4, Neotrópico

Subfamilia Paraponerinae

Paraponerini

Paraponera F. Smith, 1858 – 1, Neotrópico

Subfamilia Proceratiinae

Proceratiini

Discothyrea Roger, 1863 – 7, Neotrópico
Proceratium Roger, 1863 – 15, Neotrópico

Probolomyrmecini

Probolomyrmex Mayr, 1901 – 3, Neotrópico

Subfamilia Pseudomyrmecinae

Myrcidris Ward, 1990 – 2, Guyana y Brasil
Pseudomyrmex Lund, 1831 – 150, Neotrópico

Subfamilia Ponerinae

Ponerini

Anochetus Mayr, 1861 – 25, Neotrópico
Belonopelta Mayr, 1870 – 2, Neotrópico
Centromyrmex Mayr, 1866 – 3, Neotrópico
Cryptopone Emery, 1893 – 1, Centroamérica
Dinoponera Roger, 1861 – 6, Sudamérica

Hypoponera Santschi, 1938 – 35, Neotrópico
Leptogenys Roger, 1861 – 80, Neotrópico
Odontomachus Latreille, 1804 – 24, Neotrópico
Pachycondyla F. Smith, 1858 – 57, Neotrópico
Simopelta Mann, 1922 – 10, Neotrópico

Platythyreini

Platythyrea Roger, 1863 – 8, Neotrópico

Thaumatomyrmecini

Thaumatomyrmex Mayr, 1887 – 5, Neotrópico

Familia Scoliidae

Subfamilia Scoliinae

Scolia Fabricius, 1775 – 10?, Neotrópico

Subfamilia Campsomerinae

Campsomeris Guérin, 1838 – 40?, Neotrópico

Familia Vespidae

Subfamilia Masarinae

Gayellini

Gayella Spinola, 1851 – 6, sur de Sudamérica
Paramasaris Cameron, 1901 – 4, Neotrópico

Masarini

Ceramiopsis Zavattari, 1910 – 2, Brasil, Argentina y Bolivia
Trimeria Saussure, 1954 – 9, Brasil a Argentina

Subfamilia Eumeninae

Alphamenes Van der Vecht, 1977 – 7, Neotrópico
Ancistroceroides Saussure, 1855 – 29, Neotrópico
Ancistrocerus Wesmael, 1836 – 6, Neotrópico
Antezumia Saussure, 1875 – 1, Brasil
Argentozechus Stange, 1979 – 1, sur de Sudamérica
Brachymenes Giordani-Soika, 1961 – 2, Panamá y Sudamérica
Cephalastor Giordani-Soika, 1981 – 12, Neotrópico
Ctenochilus Saussure, 1856 – 5, sur de Sudamérica
Cuyodynerus Willink, 1968 – 2, sur de Sudamérica
Cyphomenes Giordani-Soika, 1978 – 3, Sudamérica
Delta Saussure, 1855 – 1, introducido a Jamaica

Eumenes Latreille, 1802 – 7, Neotrópico
Euodynerus Dalla Torre, 1904 – 4, Centroamérica, Cuba y Haití
Gamma Zavattari, 1912 – 6, Sudamérica
Gastrodynerus Bohart, 1984 – 4, EEUU y México
Hypalastoroides Saussure, 1856 – 28, Neotrópico
Hypancistrocerus Saussure, 1855 – 14, Belice a Argentina
Hypodynerus Saussure, 1855 – 46, Sudamérica
Incodynerus Willink, 1967 – 10, Sudamérica - Andes
Laevimenes Giordani-Soika, 1978 – 2, sur de Sudamérica
Leptochilus Saussure, 1853 – 4, Centroamérica a Colombia
Minixi Giordani-Soika, 1978 – 4, EEUU y Neotrópico
Monobia Saussure, 1852 – 29, EEUU y Neotrópico
Montezumia Saussure, 1852 – 47, EEUU y Neotrópico
Omicron Saussure, 1855 – 52, Neotrópico
Pachodynerus Saussure, 1870 – 44, Neotrópico
Pachymenes Saussure, 1852 – 13, Neotrópico
Pachyminx Giordani-Soika, 1978 – 6, sur de Sudamérica
Parancistrocerus Bequaert, 1925 – 31, Nuevo Mundo
Pararhaphidoglossa Schulthess, 1910 – 22, Neotrópico
Parazumia Saussure, 1855 – 4, EEUU y Neotrópico
Pirhosigma Giordani-Soika, 1978 – 7, Neotrópico
Plagiolabra Schulthess, 1903 – 2, Sudamérica
Protodiscoelius Dalla Torre, 1904 – 3, sur de Sudamérica
Pseudacaromenes Giordani-Soika, 1978 – 2, Costa Rica a Paraguay
Pseudodynerus Saussure, 1855 – 10, EEUU y Neotrópico
Santamenes Giordani-Soika, 1990 – 4, Neotrópico
Sphaeromenes Giordani-Soika, 1978 – 2, Perú a Argentina
Stenodynerus Saussure, 1863 – 38, Neotrópico
Stenonartonia Giordani Soika, 1973 – 5, Sudamérica
Stenosigma Giordani-Soika, 1978 – 4, Panamá a Bolivia
Symmorphus Wesmael, 1836 – 2, Centroamérica
Zeta Saussure, 1855 – 4, Neotrópico
Zethus Fabricius, 1804 – 208, Neotrópico

Subfamilia Polistinae

Polistini

Polistes Latreille, 1802 – 91, América

Myschocyttarini

Mischocyttarus Saussure, 1853 – 241, Neotrópico

Epiponini

Agelaia Lepeletier, 1836 – 31, Neotrópico
Angiopolybia Araujo, 1946 – 4, Neotrópico
Apoica Lepeletier, 1836 – 9, Centro y Sudamérica

Asteloeca Raw, 1985 – 3, Colombia a Bolivia
Brachygastra Perty, 1833 – 16, Neotrópico
Chartergellus Bequaert, 1938 – 8, Costa Rica a Bolivia
Charterginus Fox, 1898 – 6, Honduras a Brasil
Chartergus Lepeletier, 1836 – 3, Colombia a Brasil
Clypearia Saussure, 1854 – 8, México a Bolivia
Epipona Latreille, 1802 – 5, México a Bolivia
Leipomeles Möbius, 1856 – 2, Costa Rica a Brasil
Marimbonda Richards, 1978 – 2, Brasil
Metapolybia Ducke, 1905 – 15, México a Paraguay
Nectarinella Bequaert, 1938 – 2, Costa Rica a Brasil
Parachartergus R. von Ihering, 1904 – 17, Neotrópico
Polybia Lepeletier, 1836 – 59, Neotrópico
Protonectarina Ducke, 1910 – 1, Brasil a Argentina
Protopolybia Ducke, 1905 – 31, Guatemala a Argentina
Pseudopolybia Saussure, 1863 – 4, Nicaragua a Bolivia
Synoeca Saussure, 1852 – 5, Neotrópico

Superfamilia Ceraphronoidea

Familia Megaspilidae

Subfamilia Lagynodinae

Lagynodes Förster, 1840 – 5, Neotrópico

Subfamilia Megaspilinae

Conostigmus Dahlbom, 1858 – 2, Neotrópico
Dendrocercus Ratzeburg, 1852 – 10, Neotrópico
Megaspilus Westwood, 1829 – Costa Rica
Platyceraphron Kieffer, 1906 – Costa Rica
Trichosteresis Förster, 1856 – 1, Neotrópico

Familia Ceraphronidae

Aphanogmus Thomson, 1858 – 3, Neotrópico
Ceraphron Jurine, 1807 – 13, Neotrópico
Ecitonetes Brues, 1902 – Costa Rica

Superfamilia Proctotrupoidea

Familia Monomachidae

Monomachus Klug, 1841 – 11, Neotrópico
Tetraconus Szépligeti, 1903 – 1, Neotrópico

Familia Heloridae

Helorus Latreille, 1802 – 1, Neotrópico

Familia Pelecinidae

Pelecinus Latreille, 1800 – 3, Neotrópico

Familia Proctotrupidae

Subfamilia Austroserphinae

Austrocodrus Ogloblin, 1960 – 1, Argentina

Subfamilia Proctotrupinae

Cryptoserphini

- Brachyserphus* Hellen, 1941 – 4, Neotrópico
- Fustiserphus* Townes y Townes, 1981 – 4, Neotrópico
- Sminthoserphus* Townes y Townes, 1981 – 5, Neotrópico
- Cryptoserphus* Kieffer, 1907 – 4, Neotrópico
- Mischoserphus* Townes y Townes, 1981 – 6, Neotrópico

Proctotrupini

- Exallonyx* Kieffer, 1904 – 73, Neotrópico
- Phanoserphus* Pschorn-Walcher, 1958 – Costa Rica

Familia Diapriidae

Subfamilia Ambositrinae

- Acelopria* Fabritius, 1968 — 2, Neotrópico
- Dissoxylabis* Kieffer, 1909 – 4, Neotrópico
- Fanis* Ogloblin, 1965 — 1, Neotrópico
- Lathropria* Ogloblin, 1965 – 1, Neotrópico
- Propsilomma* Kieffer, 1916 — Costa Rica

Subfamilia Belytinae

- Acidopsilus* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Aclista* Förster, 1856 – 3, Neotrópico
- Anoxylabis* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Belyta* Jurine, 1807 – 1, Costa Rica
- Camptopsilus* Kieffer, 1908 – 1, Neotrópico
- Cinetus* Jurine, 1807 – 1, Neotrópico
- Ctenopria* Ogloblin, 1966 – 1, Neotrópico
- Gladicauda* Early, 1980 – 3, Neotrópico

- Heterobetyla* Brethes, 1916 – 1, Neotrópico
- Miota* Förster, 1856 – 1, Neotrópico
- Miotella* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Monoxylabis* Kieffer, 1909 – 2, Neotrópico
- Oxylabis* Förster, 1856 – 1, Neotrópico
- Pantoclis* Förster, 1856 – 1, Costa Rica
- Plastobelyta* Kieffer, 1906 – 1, Neotrópico
- Probelyta* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Prosoxylabis* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Prozelotypa* Kieffer, 1909 – 1, Neotrópico
- Therinopsilus* Kieffer, 1909 – 2, Neotrópico
- Tropidopsilus* Kieffer, 1908 – 1, Neotrópico

Subfamilia Diapriinae

- Acanthopria* Ashmead, 1895 – 7, Neotrópico
- Asolenopsia* Kieffer, 1921 – 4, Neotrópico
- Auxopaedeutes* Brues, 1903 – Centroamérica
- Avoca* Masner y García, 2002 – Neotrópico
- Bactropria* Kieffer, 1910 – 2, Neotrópico
- Basalopria* Fabritius, 1974 – 1, Neotrópico
- Basalys* Westwood, 1832 – 6, Neotrópico
- Bruchopria* Kieffer, 1921 – 3, Neotrópico
- Bruesopria* Wing, 1951 – México
- Calogalesus* Kieffer, 1912 – Centroamérica
- Chilomicrus* Masner y García, 2002 – 1, Chile
- Caecopria* Masner, 1969 – 3, Neotrópico
- Coenopria* Kieffer, 1905 – 1, Neotrópico
- Coptera* Say, 1836 – 2, Neotrópico
- Cruzium* Masner y García, 2002 – 1, Costa Rica y Ecuador
- Diapria* Latreille, 1796 – 3, Neotrópico
- Doddus* Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
- Doliopria* Kieffer, 1910 – 7, Neotrópico
- Ecitovagus* Masner, 1977 – Costa Rica y México
- Eladio* Masner y García, 2002 – 1, Costa Rica y Panamá
- Entomacis* Förster, 1856 – 3, Neotrópico
- Epomium* Masner y García, 2002 – 1, Chile
- Ferrugenus* Masner y García, 2002 – 1, Chile
- Hansona* Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
- Heteropria* Kieffer, 1905 – 1, Neotrópico
- Hexapria* Kieffer, 1905 – 1, Neotrópico
- Idiotypa* Förster, 1856 – 2, Neotrópico
- Labidopria* Wasmann, 1925 – 2, Neotrópico
- Leucopria* Masner y García, 2002 — 1, Neotrópico
- Megaplastopria* Ashmead, 1903 – 12, Neotrópico
- Mimopria* Holmgren, 1908 – 8, Neotrópico
- Mimopriella* Masner y García, 2002 – Neotrópico
- Mitropria* Ogloblin, 1958 – 1, Neotrópico
- Monelata* Förster, 1856 – Neotrópico
- Neivapria* Borgmeier, 1939 – 1, Colombia y Brasil
- Notoxoides* Ashmead, 1903 – 8, Neotrópico
- Omopria* Masner y García, 2002 – 1, Argentina, Colombia y Brasil

Ortona Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
Oxypria Kieffer, 1908 – 5, Neotrópico
Paramesius Westwood, 1832 – 6, Neotrópico
Peckidium Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
Pentapria Kieffer, 1905 – 12, Neotrópico
Philolestoides Ferrière, 1929 – 1, Neotrópico
Poecilopsilus Ogloblin, 1955 – 1, Argentina, Colombia y Chile
Psilus Panzer, 1801 – 10, Neotrópico
Psychopria Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
Spilomicrus Westwood, 1832 – 44, Neotrópico
Szelenyiopria Fabritius, 1974 – 2, Neotrópico
Szelenyisca Masner, 1974 – 1, Brasil, Panamá y Venezuela
Trichopria Ashmead, 1893 – 39, Neotrópico
Turripria Masner y García, 2002 – 1, Neotrópico
Xanthopria Brues, 1915 – 1, Neotrópico
Xenismarus Ogloblin, 1959 – 1, Argentina, Chile y Colombia

Subfamilia Ismarinae

Ismarus Haliday, 1835 – 12, Neotrópico

Familia Vanhorniidae

Heloriserphus Masner, 1981 – 2, Chile

Superfamilia Platygastroidea

Familia Scelionidae

Subfamilia Scelioninae

Acanthoscelio Ashmead, 1893 – 2, Neotrópico
Anteromorpha Dodd, 1913 – 1, Neotrópico
Apobaeus Masner, 1964 – 1, Neotrópico
Aradophagus Ashmead, 1893 – 1, Costa Rica
Archaeoteleia Masner, 1968 – 4, Chile
Baeus Haliday, 1833 – 6, Neotrópico
Baryconus Förster, 1856 – 16, Neotrópico
Calliscelio Ashmead, 1893 – 5, Neotrópico
Calotelea Westwood, 1837 – 2, Neotrópico
Chromoteleia Ashmead, 1893 – 6, Neotrópico
Cremastobaeus Ashmead, 1893 – 9, Neotrópico
Doddiella Kieffer, 1913 – Neotrópico
Duta Nixon, 1933 – 2, Neotrópico
Dyscritobaeus Perkins, 1910 – Costa Rica
Embidobia Ashmead, 1895 – 1, Costa Rica y Trinidad y Tobago
Embioctonus Masner, 1980 – Neotrópico
Epigryon Masner, 1980 – Costa Rica
Gryon Haliday, 1833 – 34, Mundial
Idris Förster, 1856 – 7, Neotrópico

Lepidoscelio Kieffer, 1905 – 4, Colombia y Panamá
Leptoteleia Kieffer, 1908 – 20, Neotrópico
Macroteleia Westwood, 1835 – 40, Mundial
Mirotelenomus Dodd, 1913 – Neotrópico
Monoteleia Kieffer, 1926 – 1, Neotrópico
Neothoron Masner, 1972 – 1, Costa Rica
Odontacolus Kieffer, 1910 – 1, Neotrópico
Oethecoctonus Ashmead, 1900 – 3, Neotrópico
Opisthacantha Ashmead, 1893 – 7, Neotrópico
Oxyteleia Kieffer, 1908 – 2, Neotrópico
Palaeogryon Masner, 1969 – 1, Costa Rica
Parascelio, Dodd 1920 – 3, Neotrópico
Paridris Kieffer, 1908 – 2, Neotrópico
Probarryconus Kieffer, 1908 – 6, Neotrópico
Pseudoheptascelio Szabó, 1966 – 2, Neotrópico
Psilanteris Kieffer, 1916 – 2, Neotrópico
Romilius Walker, 1842 – 1 Neotrópico
Scelio Latreille, 1805 – 26, Mundial
Scelioliria Bréthes, 1916 – 1, Neotrópico
Sceliomorpha Ashmead, 1893 – 8, Neotrópico
Spiniteleia Masner, 1980 – Costa Rica, Ecuador y México
Synoditella Muesebeck, 1972 – Neotrópico
Thoronella Masner, 1972 – 1, Costa Rica
Thoronidea Masner y Huggert, 1979 – 1, Costa Rica
Triteleia Kieffer, 1906 – 3, Neotrópico

Subfamilia Teleasinae

Gryonoides Dodd, 1920 – 5, Neotrópico
Odontoscelio Kieffer, 1905 – Brasil y Ecuador
Scutelliteleas Szabó, 1966 – 1, Argentina
Teleas Latreille, 1808 – 1, Neotrópico
Trimorus Förster, 1856 – 7, mundial
Xenomorus Walker, 1836 – Neotrópico

Subfamilia Telenominae

Bruchiola Kieffer, 1921 – 1, Neotrópico
Eumicrosoma Gahan, 1913 – 1, Neotrópico
Phanuropsis Girault, 1916 – 2, Neotrópico
Psix Kozlov y Zé, 1976 – 1, Introducido en Brasil, Costa Rica y Venezuela
Telenomus Haliday, 1833 – 69, mundial
Trissolcus Ashmead, 1893 – 20, mundial

Familia Platygastriidae

Acerotella Masner, 1964 – 1, Neotrópico
Aceroteta Kozlov y Masner, 1977 – Neotrópico (excepto Chile)
Allostemma Masner y Huggert, 1989 – 1, Neotrópico
Allotropa Förster, 1856 – 2, Neotrópico

Almargella Masner y Huggert, 1989 – Chile
Amblyaspis Förster, 1856 – 4, Neotrópico
Amitus Haldeman, 1850 – 3, Neotrópico
Anopedias Förster, 1856 – 1, Neotrópico
Calomerella Masner y Huggert, 1989 – Neotrópico (excepto Chile)
Euxestonotus Fouts, 1925 – Costa Rica
Fidiobia Ashmead, 1904 – 3, Mundial
Gastrotrypes Brues, 1922 – 1, Neotrópico
Helava Masner y Huggert, 1989 – 1, Neotrópico
Inostemma Haliday, 1833 – 5, Mundial
Iphitrachelus Walker, 1835 – Neotrópico (excepto Chile)
Isostasius-Förster, 1856 – 1, Neotrópico
Leptacis Förster, 1856 – 10, mundial
Magellanium Masner y Huggert, 1989 – 1, Chile
Metaclisis-Förster, 1856 – 1, Neotrópico
Metanopedias Brues, 1910 — Neotrópico
Nanomerus Masner y Huggert, 1989 – 1, Chile
Neobia Masner y Huggert, 1989 – 1, Neotrópico (excepto Chile)
Orseta Masner y Huggert, 1989 – Neotrópico (excepto Chile)
Parabaeus Kieffer, 1910 – 2, Neotrópico
Piestopleura Förster, 1856 – Colombia y Costa Rica
Platygaster Latreille, 1809 – 24, Mundial
Platystasius Nixon, 1937 – Costa Rica
Proplatygaster Kieffer, 1904 – 1, Chile
Pyrgaspis Kozlov, 1967 – Costa Rica
Synopeas Förster, 1856 – 12, Mundial
Tetrabaeus Kieffer, 1912 – Neotrópico
Trichacis Förster, 1856 – 1, Neotrópico
Tricholeptacis Kieffer, 1914 – 1, Neotrópico

Superfamilia Mymarommatoidea

Familia Mymarommatidae

Paleomymar Meunier, 1901

Superfamilia Chalcidoidea

Familia Agaonidae

Subfamilia Agaoninae

Blastophaga Gravenhorst, 1829
Eupristina Saunders, 1883
Pegoscapus Cameron, 1906

Pleistodontes Saunders, 1883
Tetrapus Mayr, 1885

Subfamilia Epichrysomallinae

Josephiella
Odontofroggata Ishii, 1934

Subfamilia Otitesellinae

Aepocerus Mayr, 1885
Heterandrium Mayr, 1885
Micranisa Walker, 1875
Walkerella Westwood, 1883

Subfamilia Sycophaginae

Anidarnes Bouček, 1993
Idarnes Walker, 1843

Subfamilia Sycoryctinae

Critogaster Mayr, 1885
Philotrypesis Förster, 1878
Sycoscapter Saunders, 1883

Familia Aphelinidae

Subfamilia Aphelininae

Aphelinus Dalman, 1820
Aphytis Howard, 1900
Centrodora Förster, 1878
Eretmocerus Haldeman, 1850
Marietta Motschulsky, 1863

Subfamilia Azotinae

Ablerus Howard, 1894

Subfamilia Calesinae

Cales Howard, 1907

Subfamilia Coccophaginae

Archenomus Howard, 1878
Coccobius Ratzeburg, 1852
Coccopnagoides Girault, 1915
Coccophagus Westwood, 1853

Dirphys Howard, 1914
Encarsia Förster, 1878
Encarsiella Hayat, 1983
Pteroptrix Westwood, 1853

Familia Chalcididae

Subfamilia Haltichellinae

Haltichellini

Anthrocephalus Kirby, 1883 – 2, Sudamérica
Aspirrhina Kirby, 1883 – 7, Neotrópico
Ecuada Bouček, 1992 – 1, Neotrópico
Haltichella Spinola, 1811 – 6, Neotrópico
Hockeria Walker, 1834 – 7, Neotrópico

Hybothoracini

Halsteadium Bouček, 1992 – 2, Guatemala a Colombia, Trinidad
Notaspidium Dalla Torre, 1897 – 13, México a Perú

Zavoyini

Zavoya Bouček, 1992 – 3, Costa Rica a Brasil, Trinidad

Subfamilia Dirhininae

Dirhinini

Dirhinus Dalman, 1818 – 13, Neotrópico

Subfamilia Epitraninae

Epitranus Walker, 1834 – 2, l Brasil, Cuba, Guyana y Las Antillas

Subfamilia Chalcidinae

Cratocentrini

Acanthochalcis Cameron, 1884 – 1, Centroamérica

Phasgonophorini

Parastypiura Steffan, 1951 – 3, Brasil
Stypiura Kirby, 1883 – 7, Neotrópico
Trigomura Sichel, 1865 – 4, Brasil, Cuba, México y Puerto Rico

Brachymeriini

Caenobrachymeria Steffan, 1974 – 1, Guayana Francesa
Brachymeria Westwood, 1829 – 51, Neotrópico

Chalcidini

Chalcis Spinola, 1837 – 10, Centroamérica
Conura Spinola, 1837 – 258, Neotrópico
Corumbichalcis Delvare, 1992 – 1,
Melanosmicra Ashmead, 1904 – 7, Neotrópico
Stenosmicra Bouček y Delvare, 1992 – 2, Costa Rica
Pilismicra Bouček, 1992 – 1, Colombia

Familia Encyrtidae

Subfamilia Encyrtinae

Acerophagoides

Acerophagus Smith, 1880
Adelencyrtus Ashmead, 1900
Ameromyzobia Girault, 1916
Ammonoencyrtus De Santis, 1964
Anarhopus Timberlake, 19129
Anicetus Howard, 1896
Anusiptera Brues, 1910
Apsilophrys De Santis, 1964
Apterencyrtus Ashmead, 1905
Aphidencyrtus Ashmead, 1900
Aphycomastix De Santis, 1972
Aphycomorpha Timberlake, 1919
Aphycus Mayr, 1876
Archinus Howard, 1896
Arhopoideus Girault, 1915
Arrenoclavus Doutt, 1948
Arrenophagus Aurivillius, 1888
Asitus Erdoes, 1955
Aztecencyrtus Timberlake, 1926
Blepyrus Howard, 1898
Brachyplatycerus De Santis, 1972
Brethesiella Porter, 1920
Bothriocraera Timberlake, 1916
Boucekiella Hoffer, 1954
Carabunia Waterston, 1928
Coelaspidia Timberlake, 1923
Deloencyrtus De Santis, 1967
Echthroplexis Förster, 1856
Epiencyrtus Ashmead, 1900
Cerapterocerus Westwood, 1833
Cheiloneurus Westwood, 1833
Cerchysius Westwood, 1832
Chalcaspis Howard, 1895
Chrysoplatycerus Ashmead, 1889
Chrysopophilus Timberlake, 1925

Coccidoctonus Crawford, 1912
Comperiella Howard, 1906
Comperia Gomes, 1941
Copidosoma Ratzeburg, 1844
Dicarnosis Mercet, 1921
Discodes Förster, 1856
Diversinervus Silvestri, 1914
Ectomatropsis Compere, 1947
Ectroma Westwoods, 1833
Encyrtus Latreille, 1809
Gahaniella Timberlake, 1926
Grandoriella Domenichini, 1952
Habrolepis Förster, 1856
Habrolepoidea Howard, 1894
Hemencyrtus Ashmead, 1900
Hexacladia Ashmead, 1891
Holcencyrtus Ashmead, 1900
Homalopoda Howard, 1894
Homalotylus Mayr, 1876
Homosemion Annecke, 1967
Hunterellus Howard, 1908
Isodromus Howard, 1887
Leptanusia De Santis, 1964
Litomastix Thomson, 1876
Mercetiella Dozier, 1926
Meromyzobia Ashmead, 1900
Metaphycus Mercet, 1917
Microterys Thomson, 1856
Moorella Cameron, 1913
Neodusmetia Kerrich, 1964
Ooencyrtus Ashmead, 1900
Parahomalopoda Girault, 1915
Paralitomastix Mercet, 1921
Paranusia Brethes, 1913
Parastenoterys Girault, 1915
Pauridia Timberlake, 1919
Pentalitomastix Eady, 1960
Pheidoloxenus Ashmead, 1904
Plagiomerus Crawford, 1910
Platencyrtus Ferriere, 1955
Prionomastix Mayr, 1876
Prionomitus Mayr, 1876
Prochiloneurus Silvestri, 1915
Pseudaphycus Clausen, 1915
Pseudencyrtus Ashmead, 1900
Pseudhomalopoda Girault, 1915
Stemmatosteres Timberlake, 1918
Syrphophagus Ashmead, 1900
Tanyencyrtus De Santis, 1972
Timberlakia Mercet, 1925
Trichomastus Thomson, 1876
Tyndarichoides Girault, 1920
Xyphomastix De Santis, 1972

Zaomma Ashmead, 1900
Zeteticontus Silvestri, 1896

Subfamilia Tetracneminae

Acroaspidia Compere y Zinna, 1955
Aenasius Walker, 1846
Anagyrus Howard, 1896
Apoanagyrus Compere, 1947
Blepyrus Howard, 1898
Coccidoxenoides Girault, 1915
Ericydnus Walker, 1837
Euryrhopalus Howard, 1898
Gyranusoidea Compere, 1947
Hambletonia Compere, 1936
Leptomastidea Mercet, 1916
Leptomastix Förster, 1856
Neodusmetia Kerrich, 1964
Rhopus Förster, 1856
Tetracnemus Westwood, 1837
Zaplatycerus Timberlake, 1925
Zarhopalus Ashmead, 1900

Familia Eucharitidae

Subfamilia Eucharitinae

Carletonia
Colocharis
Dicoelothorax
Dilocantha Shipp, 1894
Galearia Brullé, 1846
Isomerala Shipp, 1894
Kapala Cameron, 1884
Lasiokapala Ashmead, 1899
Laurella
Lirata Cameron, 1884
Liratella Girault, 1913
Lophyrocera Cameron, 1884
Neolosbanus
Obeza Heraty, 1985
Parakapala Gemignani, 1937
Pseudochalcura Ashmead, 1894
Pseudometagea Ashmead, 1899
Psilocharis
Thoracantha Latreille, 1825

Subfamilia Oraseminae

Orasema Cameron, 1884

Familia Eulophidae

Subfamilia Entedoninae

Achrysocharoides Girault, 1913
Alachus Schauff y Bouček, 1987
Aleuroctonus
Apleurotropis Girault, 1913
Asecodes Förster, 1856
Astichomyia Girault, 1917
Ceraninus Walker, 1842
Chrysocharis Förster, 1856
Chrysonotomyia Ashmead, 1904
Closterocerus Hartig, 1847
Edovum Grissel, 1981
Emersonella Girault, 1916
Entedon Dalman, 1820
Entedononecremnus Girault, 1925
Erhopalotus
Euderomphale Girault, 1916
Goetheana Girault, 1910
Holcopelte Förster, 1856
Horismenus Walker, 1846
Kratoysma Bouček, 1965
Microdonophagus Schauff, 1986
Neochrysocharis Kurdjumov, 1912
Neopomphale
Omphale Haliday, 1833
Oradis Hansson, 2002
Paracrias Ashmead, 1904
Pediobius Walter, 1846
Proacrias Ihering, 1913
Teleopteris Silvestri, 1914

Subfamilia Euderinae

Acrias Walker, 1847
Aoridus Yoshimoto, 1971
Astichus Förster, 1856
Euderus Haliday, 1843
Hubbardiella Ashmead, 1904

Subfamilia Eulophinae

Cirrospilus Westwood, 1832
Deuterolophus Schulz, 1906
Diaulinopsis Crawford, 1912
Diaulomorpha Ashmead, 1900
Diglyphomorpha Ashmead, 1904
Diglyphus Walker, 1848
Elachertus Spinola, 1811
Euplectrus Westwood, 1832

Grotiusomyia Girault, 1917
Hemiptarsenus Westwood, 1833
Hoplocrepis Ashmead, 1890
Hyssopus Girault, 1916
Metacleptrus
Miotropis Thomson, 1878
Necremnus Thomson, 1878
Paraolinx Ashmead, 1894
Platycreptus
Pnigalio Schrank, 1802
Stenomesius Westwood, 1833
Sympiesis Förster, 1856
Trichospilus Ferriere, 1930
Zagrammosoma Ashmead, 1894

Subfamilia Tetrastichinae

Aceratoneuromyia
Aprostocetus Westwood, 1833
Aranobroter
Baryscapus Förster, 1856
Ceratoneura Ashmead, 1894
Cirrospilopsis Brethes, 1913
Comastichus
Eriastichus
Galeopsomyia Girault, 1916
Henryana Yoshimoto, 1983
Lisseurytomella Gahn y fagan, 1923
Melittobia Eestwood, 1847
Neotrichoporoides Dahms, 1986
Oomyzus Rondani, 1870
Palmistichus
Paragaleopsomyia Girault, 19176
Pentastichus Ashmead, 1874
Phymastichus
Quadrastichus Gurault, 1913
Tachinobia Bouček, 1977
Tamarixia Mercet, 1924
Tetrastichomyia Girault, 1916
Tetrastichus Haliday, 1843
Thripastichus Graham, 1987

Familia Eupelmidae

Subfamilia Calosotinae

Archaeopelma Gibson, 1989 – 1, México
Calosota Curtis, 1836 – 5, Neotrópico
Eusandalum Ratzeburg, 1852 – 3, Caribe, Paraguay, Argentina
Licrooides Gibson, 1989 – 7, Neotrópico
Paraeusandalum Gibson, 1989 – 1, Chile

Subfamilia Eupelminae

Anastatus Motschulsky, 1859
Arachnophaga Ashmead, 1896
Argaleostatus Gibson, 1995 – 1, Panamá a Bolivia
Brasema Cameron, 1884
Ecnomocephala Gibson, 1995 – 2, México a Venezuela
Eupelmus Dalman, 1820
Eutrepelma Gibson, 1995
Lecaniobius Ashmead, 1896 – 3, Geotrópico
Lutnes Cameron, 1884 – 2, Panamá a Paraguay
Macreupelmus Ashmead, 1896
Merostenus walter, 1837 – 1, México
Omeganastatus Gibson, 1995 – 1, Neotrópico
Ooderella Ashmead, 1896 – 1, Neotrópico
Oozetetes De Santis, 1970 – 6, Neotrópico
Phenaceupelmus Gibson, 1995 – 1, Chile
Phlebopenes Perty, 1833 – 6, Neotrópico
Psomizopelma Gibson, 1995 – 2, Neotrópico
Reikosiella Yoshimoto, 1969
Rhinoeupelmus Gibson, 1995 – 2, Sudamérica
Taphronotus Gibson, 1995 – 5, Neotrópico
Tineobiopsis Gibson, 1995 – 3, Neotrópico
Uropelma Sharkov, 1988 – 3, México, Guatemala, Caribe
Zaischnopsis Ashmead, 1896

Subfamilia Neanastatinae

Lambdobregma Gibson, 1989 – 5, Neotrópico
Metapelma Westwood, 1835 – 1, Caribe

Familia Eurytomidae

Subfamilia Eurytominae

Aranedra Burks, 1971
Axima Walker, 1862
Aximogastra Ashmead, 1804
Bephrata Cameron, 1884
Bephratelloides Girault, 1913
Bephratoides Girault, 1913
Bruchodape
Bruchophagus Ashmead, 1888
Chryseida Spinola, 1840
Conoaxima Brues, 1922
Eurytoma Illiger, 1807
Isosomodes Ashmead, 1888
Prodecatoma Ashmead, 1904
Sycophila Walker, 1871
Systole Walker, 1832
Tetramesa Walker, 1848

Subfamilia Heimbrinae

Heimbra Cameron, 1910

Subfamilia Rileyinae

Calorileya Crwaford, 1910
Neorileya Ashmaed, 1904
Rileya Ashmead, 1888

Familia Leucospidae

Polistomorpha Westwood, 1839 – 7, Neotrópico
Leucospis Fabricius, 1775 – 40, Neotrópico

Familia Mymaridae

Acmopolynema Ogloblin, 1946
Alaptus Westwood, 1839
Anagroidea Girault, 1915
Anagrus Haliday, 1833
Anaphes Haliday, 1833
Arescon Walter, 1846
Australomymar Girault, 1929 – 1, Chile
Bruchomymar Ogloblin, 1939 – 2, Trinidad a Argentina
Caenomymar Yoshimoto, 1990 – 1, Costa Rica a Ecuador
Callodipocus Ogloblin, 1955 – 4, Brasil, Argentina
Camptoptera Föerster, 1856
Chaetomymar Ogloblin, 1946 – Brasil, Argentina
Cnecomymar Ogloblin, 1963 – 6, Neotrópico
Cremnomymar Ogloblin, 1952 – 4, Chile
Cleruchus Enock, 1909
Dicopomorpha Ogloblin, 1955 – 3, Argentina
Dicopus Enock, 1909
Entrichopteris Yoshimoto, 1990 – 1, Costa Rica a Venezuela
Erdosiella Soyka, 1956 – 2, Neotrópico
Erythmelus Enock, 1909
Eucleruchus Ogloblin, 1940 – 1, Argentina
Formicomymar Yoshimoto, 1990 – 1, Venezuela
Gonatocerus Nees, 1834
Hadromymar Yoshimoto, 1990 – 1 Costa Rica a Ecuador
Idiocentrus Gahan, 1927 – 1, Chile
Kalopolynema Ogloblin, 1960 – 1, Argentina
Litus Haliday, 1833
Masonana Yoshimoto, 1990 – 1, Costa Rica a Ecuador
Mymar Curtis, 1832
Myrmecomymar Yoshimoto, 1990 – 1, Neotrópico
Neolitus Ogloblin, 1935 – 1, Argentina
Neomymar Crawford, 1913 – 1, Neotrópico
Neostethynium Ogloblin, 1964 – 1, Argentina
Nesopolynema Ogloblin, 1952 – 1, Chile

Notomymar Doult y Yoshimoto, 1970 – 1, Ecuador
Omyomymar Schauf, 1983 – 3, Trinidad, Argentina
Oncomymar Ogloblin, 1957 – 1, Chile
Ooctonus Haliday, 1833
Parapolynema Fidalgo, 1982 – 1, Argentina
Platyfrons Yoshimoto, 1990 – 1, Costa Rica a Ecuador
Platypolynema Ogloblin, 1960 – 1, Argentina
Polynema Haliday, 1833
Polynemula Ogloblin, 1967 – 1, Argentina
Restisoma Yoshimoto, 1990 – 1, Costa Rica a Colombia
Schizophragma Ogloblin, 1949
Scolopsopteron Ogloblin, 1952 – 1, Chile
Stephanodes Enock, 1909
Stethynium Enock, 1909
Tanaomymar Annecke y Doult, 1961 – 2, Trinidad,
 Venezuela, Ecuador
Tanyostethium Yoshimoto, 1990 – 1, Panamá a Ecuador
Tetrapolynema Ogloblin, 1946 – 1, México a Ecuador

Familia Ormyridae

Ormyrus Westwood, 1832 – 4, Centroamérica, Colombia,
 Brasil

Familia Perilampidae

Subfamilia Chrysolampinae

Chrysolampus Spinola, 1811

Subfamilia Perilampinae

Burksilampus Bouček, 1978
Euperilampus Walker, 1871
Perilampus Latreille, 1809

Familia Pteromalidae

Subfamilia Asaphinae

Asaphes Walker, 1834

Subfamilia Ceinae

Spalangiopelta Masi, 1922

Subfamilia Cerocephalinae

Cerocephala Westwood, 1832
Neocalosoter Girault y Dodd, 1915

Paralaesthia Cameron, 1884
Theocolax Westwood, 1832

Subfamilia Cleonyminae

Chalcedectini

Amotura Cameron, 1884
Chalcedectus Waker, 1852
Dryadochalcis De Santis, 1970

Cleonymini

Cleonymus Latreille, 1809

Lyciscini

Epistenia Westwood, 1832
Lycisca Spinola, 1840
Parepistenia Dodd, 1915

Subfamilia Colotrechninae

Bofuria Hedqvist, 1978
Bomburia Hedqvist, 1978
Dipachystigma Crawford, 1911

Subfamilia Diparinae

Dipara Walker, 1833
Lelaps Walker, 1843
Nemotocera
Trimicrops Kieffer, 1906

Subfamilia Erotolepsiinae

Erotolepsia Howard, 1894

Subfamilia Eunotinae

Eunotini

Cephaleta Motschulsky, 1859
Mesopeltita Ghesquiere, 1946
Scutellista Motschulsky, 1859

Moranilini

Moranila Cameron, 1833

Tomocerodini

Tomocerodes Girault, 1916

Subfamilia Eutrichosomatinae

Eutrichosoma Ashmead, 1899

Peckianus Bouček, 1974

Subfamilia Herbertiinae

Herbertia Howard, 1894

Subfamilia Leptofoeninae

Leptofoenus Smith, 1862

Subfamilia Ormocerinae

Systasini

Semiotellus Westwood, 1840

Systasis Walker, 1834

Subfamilia Pireninae

Bugacia Erdoes, 1946

Erixestus Crawford, 1910

Gastrancistrus Westwood, 1833

Macroglenes Westwood, 1832

Subfamilia Pteromalinae

Trigonoderini

Gastracanthus Westwood, 1833

Ogloblinisca Hedqvist, 1968

Trigonoderus Westwood, 1832

Miscogastrini

Halticoptera Spinola, 1811

Pteromalini

Acaenacis Girault, 1917

Alticornis

Anisopteromalus Ruschka, 1912

Arachnopteromalus Gordh

Callitula Spinola, 1811

Catolaccus Thomson, 1878

Chrysoglyphe Ashmead, 1894

Cryptoprymma Förster, 1856

Cyrtogaster Walker, 1833

Dibrachys Förster, 1856

Euneura Walker, 1844

Eurydinoteloides Girault, 1913

Hansonita

Heteroschema Gahan, 1919

Lariophagus Crawford, 1909

Lycus Walker, 1842

Metastenus Walker, 1842

Miristhma

Muscidifurax Girault y Saunders, 1910

Nasonia Girault y Saunders, 1910

Neocatolaccus

Norbanus Walker, 1843

Notoglyptus Masi, 1917

Pachycrepoideus Girault y Saunders, 1913

Pachyneuron Walker, 1833

Polstonia Heydon, 1988

Psilocera Walker, 1833

Pteromalus Swederus, 1795

Schizonotus Ratzeburg, 1852

Sphegigaster Spinola, 1811

Syntomopus Walker, 1843

Toxeumella Girault, 1913

Toxeumelloides Girault, 1913

Trichokaleva Bouček, 1972

Subfamilia Spalangiinae

Spalangia Latreille, 1805

Familia Rotoitidae

Chiloe Gibson y Huber, 2000 – 1, Chile

Familia Signiphoridae

Chartocerus Motschulsky, 1859

Clytina Erdős, 1957

Signiphora Ashmead, 1880

Thysanus Walter, 1840

Familia Trichogrammatidae

Aphelinoidea Girault, 1911

Bloodiella Novicky, 1935

Brachista Walker, 1851

Brachistella Girault, 1911

Brachyufens Viggiani, 1968

Ceratogramma De Santis, 1957

Chaetogramma Doutt, 1974

Chaetostricha Walker, 1851

Haeckeliania Girault, 1912
Hydrophylita Ghesquiere, 1946
Ittys Girault, 1911
Lathrogramma De Santis, 1952
Lathromeris Förster, 1856
Lathromeroidea Girault, 1912
Megaphragma Timberlake, 1924
Oligosita Walker, 1851
Paracentrobia Howard, 1896
Paratrachogramma Girault, 1911
Poropoea Förster, 1851
Pintoa Viggiani, 1989
Poropoea Förster, 1851
Trichogramma Westwood, 1833
Trichogrammatella Girault, 1911
Trichogrammatoidea Girault, 1911
Trichogrammatomyia Girault, 1916
Tumidifemur Girault, 1911
Ufens Girault, 1911
Uscana Girault, 1911
Uscanella Girault, 1911
Uscanoidea Girault, 1911
Uscanopsis Girault, 1916
Xenufens Girault, 1916
Zagella Girault, 1918

Familia Tetracampidae

Epiclerus Haliday, 1844

Familia Tanaostigmatidae

Microprobolos
Tanaoneura Howard, 1890
Tanaostigma Howard, 1890
Tanaostigmodes Ashmead, 1896

Familia Torymidae

Subfamilia Megastigminae

Megastigmus Dalman, 1820

Subfamilia Toryminae

Diomorus Walker, 1834
Liodontomerus Gahan, 1914
Monodontomerus Westwood, 1833
Pachytomoides Girault, 1913
Physothorax Mayr, 1874
Podagrion Spinola, 1811
Torymoides Walker, 1871
Torymus Dalman, 1820
Zaglyptonotus Crawford, 1814

Superfamilia Evanioidea

Familia Evaniidae

Decevania Huben, 2003 – 22, Neotrópico
Evania Fabricius, 1775 – 3, Neotrópico
Evaniella Bradley, 1905 – 20, Neotrópico
Evaniscus Szepligeti, 1903 – 4, Neotrópico
Hyptia Illiger, 1807 – 50, Neotrópico
Prosevania Kieffer, 1911 – 1, introducida
Rothevania Huben, 2003 – 4, Chile
Semaemya Bradley, 1905 – 37, Neotrópico

Familia Aulacidae

Aulacus Jurine, 1801 – 13, México, Guyana, Brasil, Chile
Pristaulacus Kieffer, 1900 – 26, México, Guatemala, Brasil
 al Sur, Chile

Familia Gasteruptionidae

Gasteruption Latreille, 1796 – 15?, Neotrópico



EDITORES E IMPRESORES

Edición terminada
en julio de 2006.
Bogotá, D.C.- Colombia

Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical

Hymenoptera es uno de los grandes órdenes de insectos; si conociéramos todas las especies de diminutos parasitoides (y otras), el número de especies podría rivalizar con el orden más grande de insectos, Coleoptera. Hay miles de especies de himenópteros parasitoides cuyos tamaños van desde grandes icneumónidos, hasta calcidoideos con tamaños de 0.25 mm de longitud que atacan huevos (¡un macho recientemente descrito mide 0.16 mm!), y que están entre los insectos más pequeños. El orden incluye tentredínidos cuyas larvas parecidas a orugas se alimentan de hojas, avispas que son depredadoras de otros insectos y de arañas, y abejas que visitan y polinizan flores. De modo que tenemos dentro del orden insectos plaga, así como benefactores de la humanidad. Por otra parte, el grupo incluye formas sociales fascinantes e informativas; en la Región Neotropical los Hymenoptera sociales comunes, conspicuos, incluyen las avispas polybiinas que hacen grandes nidos principalmente de papel, las hormigas de las que se dice exceden en biomasa a los demás animales del bosque en conjunto, y las abejas sin aguijón que son plagas, polinizadoras, productoras de miel, y hasta consumidoras de carroña (necrófagas).

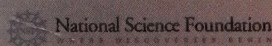
En vista de su abundancia e importancia, es tiempo de facilitar el reconocimiento de las 76 familias (incluidas subfamilias y tribus) que se encuentran en la Región Neotropical, una de las áreas más diversas en el mundo. *Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical* contribuye a ese propósito. Los editores, Fernando Fernández y Michael J. Sharkey, han realizado un admirable trabajo al reunir especialistas de muchos grupos y producir una obra en español que desde ya promete ser un referente indispensable en materia de investigación sobre himenópteros neotropicales, y un incentivo para estudiantes y otros que entren a este campo.

Charles D. Michener
Lawrence, Kansas, EEUU

ISBN 958-701-708-0



9 17 8 9 5 8 7 1 0 1 7 0 8 3



UNIVERSIDAD MILITAR
NUEVA GRANADA